

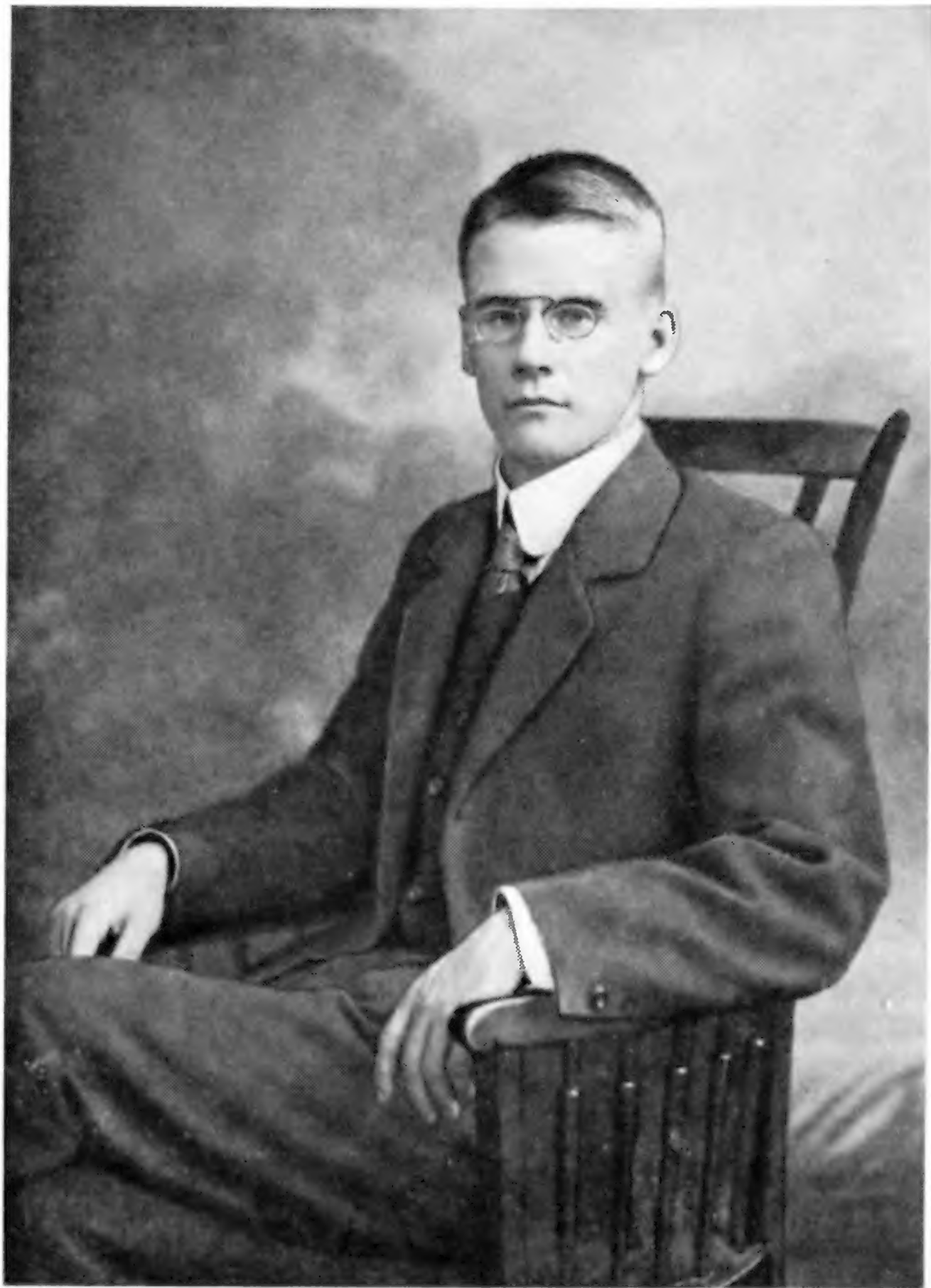
VISIT...

LANZAROTE
Caliente.COM

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

**ТИЛЕНХИДЫ И РАБДИТИДЫ
РАСТЕНИЙ И НАСЕКОМЫХ**





Иван Николаевич Филипьев (1889—1940). Фото 1910-х годов

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ТРУДЫ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА
ТОМ 194

ТИЛЕНХИДЫ И РАБДИТИДЫ РАСТЕНИЙ И НАСЕКОМЫХ

Под редакцией А. Ю. Рысса

ЛЕНИНГРАД
1989

USSR ACADEMY OF SCIENCES
PROCEEDINGS OF THE ZOOLOGICAL INSTITUTE
Vol. 194

**TYLENCHIDA AND RHABDITIDA (NEMATODA) —
PARASITES OF PLANTS AND INSECTS**

Edited by A. Yu. Ryss

Главный редактор
директор Зоологического института АН СССР
О. А. Скарлато

Редакционная коллегия
Я. И. Старобогатов (редактор серии), *Л. Я. Боркин*, *Ю. С. Балашов*, *И. С. Даревский*, *В. А. Заславский*, *И. М. Кержнер*, *В. А. Тряпицын*, *И. М. Фокин*,
В. В. Хлебович (зам. редактора), *С. Я. Цололихин*

Рецензенты
В. В. Гальцова, *А. А. Стрелков*

Сборник посвящен вопросам эволюции, систематики и фаунистики нематод отрядов тиленхид и рабдитид. В книге рассмотрены проблемы происхождения и эволюции отдельных групп нематод, проанализированы экологические причины формирования фаунистических комплексов круглых червей. Ряд статей посвящен описанию новых видов нематод, при этом приведены подробные иллюстрации и таблицы для определения видов. Сборник составлен по материалам докладов совещания, посвященного 100-летию со дня рождения И. Н. Филиппева.

ПРЕДИСЛОВИЕ

(К столетию И. Н. Филиппева)

В 1989 г. исполняется 100 лет со дня рождения выдающегося русского зоолога Ивана Николаевича Филиппева (1889—1940), основоположника изучения паразитических нематод растений и насекомых в нашей стране. Предлагаемый сборник посвящен юбилею ученого. Перу Ивана Николаевича принадлежит ряд фундаментальных работ. В статье «On the classification of the Tylenchidae» (1936) И. Н. Филиппев исследовал разнообразие широкого рода *Anguillulina*, рассматривая его как подсемейство Tylenchinae. В нынешнем понимании объема таксонов это — система отряда Tylenchida. Для построения классификации Филиппев использовал новые для того времени признаки — степень склеротизации внутреннего скелета губной области, строение пищевода, форму бursy и другие, являющиеся базовыми для построения современной системы фитофагов. Таксономическая близость многих таксонов угадана Филиппевым поразительно верно, например, *Rotylenchus* и *Hoplolaimus*, *Ditylenchus* и *Anguina*. Филиппев предложил подсемейство Hoplolaiminae, роды *Pratylenchus*, *Rotylenchus*, *Ditylenchus*, *Bitylenchus* и *Tetylenchus*. Им описан ряд новых видов фитофагов, среди них — *Heterodera humuli*, *Cactodera cacti*.

Филиппев впервые обратил внимание на разнообразие строения пищеводов у тиленхоидных нематод. Выделив два типа пищевода — тиленхоидный и афеленхоидный, он дал правильную эволюционную трактовку процессу редукции задней части пищевода с образованием железистой лопасти у специализированных форм («О свободноживущих родах и паразитах растений из подсемейства Tylenchinae», 1936). В настоящее время это — одна из основ для понимания системы и эволюции отрядов Tylenchida и Aphelenchida.

Филиппев впервые высказал мысль о том, что паразиты растений и животных, а также микофаги произошли от нематод, обитающих в гниющих веществах — сапрофагов. По его мнению плотная, наиболее эффективно изолирующая от внешней среды кутикула фитофагов была преадаптацией, выработанной еще в сапробиозе (1934, 1937, 1941). И еще одна важная мысль Филиппева,

ныне общепризнанная: ключевым моментом для возникновения тиленхид было формирование копья (стилета) — специфической адаптации для перфорации стенки растительной клетки. Филиппев очень критически относился к мнению о строгой параллельной эволюции паразитов и их хозяев, доказывая, что причиной перехода паразита на новых хозяев служит экологическое и физиологическое сходство последних с прежними хозяевами паразита (1937).

Наиболее крупной работой Филиппева, посвященной нематодам растений и насекомых, была книга «Нематоды вредные и полезные в сельском хозяйстве» (1934). Это была первая в мировой литературе сводка по весьма важным в практическом отношении гельминтам. Исследования по их вредоносности, распространению и мерам борьбы с ними находились еще в самом зародыше. Как и в последующих сводках, для каждого вида нематод были даны подробное морфологическое описание и синонимика, а также все известные сведения по биологии, способами расселения, болезням, вызываемым этим видом; по распространению, мерам борьбы и физиологическим расам. Для нематод растений были приведены полные списки растений-хозяев, сгруппированные по семействам. Были даны определительные таблицы для отрядов, семейств, родов и видов гельминтов. Для нематод насекомых определительные таблицы были приведены только для уровня родов, но для каждого вида наряду с морфологическим описанием был дан диагноз.

К моменту издания этой книги на английском языке, осуществленному Схюрмансом Стекховеном, накопилось огромное количество новых сведений по различным видам нематод растений и насекомых, поэтому главные разделы книги были в значительной степени переработаны и расширены бельгийским ученым. В соответствии с новыми таксономическими работами была изменена общая классификация, синонимика видов, даны новые определительные таблицы. Были расширены и дополнены морфологические описания, списки растений-хозяев, описания болезней растений и насекомых, распространения и мер борьбы с паразитическими видами. В результате появилась совершенно новая книга — «A manual of agricultural helminthology» (1941), вышедшая под двумя фамилиями — Филиппева и Схюрманса Стекховена. Для Ивана Николаевича это издание было уже посмертным.

Обобщая, можно сказать, что И. Н. Филиппев был выдающимся русским зоологом, внесшим очень крупный вклад в построение естественной системы и исследование путей эволюции нематод. Он создал первое общее руководство по важным для сельского хозяйства гельминтам, много сделал для решения проблем систематики и эволюции фито- и энтомогельминтов.

2—3 февраля 1989 г. в Зоологическом институте АН СССР состоялось совещание «Тиленхиды и рабдитиды растений и насекомых», посвященное столетию со дня рождения И. Н. Филиппева. Три доклада совещания были посвящены вопросам систематики. О. В. Слободянюк сделала об-

зор системы надсемейства Sphaerularioidea, С. Э. Спиридонов рассмотрел систему отряда Rhabditida, А. Ю. Рысс рассказал о системе и проблемах эволюции семейства Pratylenchidae. Два доклада были посвящены эволюции высокоспециализированных фитопаразитических нематод. Э. Л. Кралль рассказал о сопряженной эволюции гетеродерид с растениями-хозяевами, С. А. Субботин проанализировал пути эволюции модифицированных клеток растений, индуцируемых паразитическими нематодами отряда тилехид. Три доклада носили экологическую направленность. Т. С. Иванова и Т. М. Тебенькова представили экологическую классификацию фитонематод естественных биотопов Памиро-Алая. Л. М. Шагалина рассказала об особенностях биологии и циклах развития нематод растений пустыни Каракумы. А. И. Ли доложил о сукцессиях нематод в техногенных ландшафтах.

В начале книги помещен портрет И. Н. Филиппева, предоставленный внучкой ученого Е. О. Кузьминой. Фотография публикуется впервые.

Э. Л. Кралль

О СИСТЕМАТИКЕ И СОПРЯЖЕННОЙ ЭВОЛЮЦИИ НЕМАТОД СЕМЕЙСТВА HETERODERIDAE С РАСТЕНИЯМИ-ХОЗЯЕВАМИ

*E. L. Krall. On systematics and co-evolution of the nematodes of the family
Heteroderidae with host plants*

Бурное развитие систематики фитопаразитических нематод семейства гетеродерид связано, в первую очередь, с тем, что в эту группу входят многие серьезные паразиты сельскохозяйственных растений. Если еще в 1955 г. были известны только 2 рода гетеродерид с небольшим числом видов, то в настоящее время число одних только родов в группе в современном ее понимании по разным авторам составляет около 15, а число видов доходит до 100. Среди исследователей пока нет единого мнения по поводу самостоятельности некоторых родов. Хорошо обоснованные в недавнем прошлом роды иногда были сведены в синонимы, а менее полно обоснованные рассматривались в качестве самостоятельных (Wouts, 1985). Цель настоящего сообщения — изложить кратко историю развития взглядов на систематику гетеродерид, дополнить наши (Кралль, Кралль, 1978) данные о сопряженной эволюции группы с растениями-хозяевами новыми сведениями и графическими материалами, иллюстрирующими возможный путь такой эволюции. До сих пор не существует системы гетеродерид, единогласно принятой всеми авторами и, как было отмечено выше, валидность ряда групп на уровне рода или подсемейства до настоящего времени является спорной и продолжает быть объектом дискуссий.

Род *Heterodera* Schmidt был предложен еще в 1871 г., а в 1941 г. И. Н. Филиппев и И. Схюрманс Стекховен (Filipjev, Schuurmans Stekhoven, 1941) обосновали подсемейство Heteroderinae в составе семейства тиленхид, включив в его состав роды *Heterodera*, *Tylenchulus* и *Paratylenchus*, 2 последних из которых в настоящее время переведены в другие группы нематод. В 1949 г. Б. Г. Читвуд (Chitwood, 1949) произвел ревизию вида *Heterodera marioni* Cornu, указав, что он является сборным, и перевел эту сборную группу видов в предложенный им же род галловых нематод (*Meloidogyne*). После этого Дж. Торн в своей классификации тиленхид (Thorne, 1949) признал в подсемействе гетеродерин только указанные выше 2 рода — *Heterodera* и *Meloidogyne*.

Т. С. Скарбилович (1947) впервые предложила семейство гетеродерид (*Heteroderidae*), однако, кроме настоящих гетеродерин, она включила в это семейство также тиленхулин (цитрусовых нематод и близких видов). В дальнейшем различные авторы неоднократно по-разному ограничивали объем указанного семейства. Таким образом, в семейство гетеродерид были включены подсемейства *Heteroderinae*, *Hoplolaiminae* и *Nacobbinae* (Chitwood, Chitwood, 1950) подсемейства *Heteroderinae*, *Tylenchulinae*, *Sphaeronematinae*, *Nacobbinae* и *Meloidogyninae* (Скарбилович, 1959), подсемейства *Heteroderinae*, *Meloidoderinae* и *Meloidogyninae* (Golden, 1971; Andrásy, 1976), подсемейства *Heteroderinae*, *Meloidoderinae* и *Ataloderinae* (Wouts, 1973), подсемейства *Heteroderinae*, *Sarisoderinae* и *Punctoderinae* (Кралль, Кралль, 1978).

А. А. Парамонов (1967) показал, что гетеродериды образуют особую филогенетическую ветвь гоппололаймин. Он обосновал надсемейство *Hoplolaimoidea* с 2 трибами — *Hoplolaimini* и *Cricone-matini*. В первую из них Парамонов включил семейства *Hoplolaimidae*, *Pratylenchidae* и *Heteroderidae* с 2 подсемействами (*Heteroderinae* и *Meloidogyninae*).

М. Р. Сиддики (Siddiqi, 1971) свел предложенное Парамоновым надсемейство *Hoplolaimoidea* в синоним надсемейства *Tylenchoidea*, которое по этой классификации стало весьма гетерогенным. А. Ю. Рысс и Э. Л. Кралль (1981) восстановили *Hoplolaimoidea* в ранг самостоятельного надсемейства и дополнили его диагноз. Согласно упомянутым авторам, в надсемейство гоппололаймоидей вошли как менее специализированные семейства (*Hoplolaimidae*, *Belonolaimidae*, *Rotylenchulidae*, *Pratylenchidae*), так и высоко специализированные группы нематод (*Heteroderidae*, *Ataloderidae*, *Meloidoderidae*, *Meloidogynidae*).

А. М. Голден (Golden, 1971) предложил надсемейство *Heteroderoidea* с 2 семействами *Heteroderidae* и *Nacobbidae*. Правомочность надсемейства *Heteroderoidea* в дальнейшем обсуждалась и была принята целым рядом исследователей (Husain, 1976; Stone, 1977; Hooper, 1978; Siddiqi, 1980; Чижов, Березина, 1988).

В последней своей монографии отряда тиленхид Сиддики (Siddiqi, 1985) рассматривает надсемейство *Heteroderoidea* в качестве синонима надсемейства *Hoplolaimoidea*. Включением в эту группу семейств *Heteroderidae*, *Meloidogynidae*, *Hoplolaimidae*, *Nacobbidae*, *Pratylenchidae* и *Rotylenchulidae* Сиддики возвращается к парамоновским принципам классификации гоппололаймоидей. В своей ревизии пратиленхид Рысс (1988) считает, что в надсемействе *Hoplolaimoidea* имеются 2 крупных филогенетических ствола: 1) *Pratylenchidae* — *Meloidogynidae* и 2) *Hoplolaimidae*, *Meloidoderidae*, *Ataloderidae*, *Heteroderidae*. Они происходят от различных групп низших долиходорид, в связи с чем дальнейшая эволюция их происходила раздельно.

В 1971 г. В. М. Воутс и С. А. Шер (Wouts, Sher, 1971) провели сравнительный анализ всех гетеродерид на родовом уровне и опи-

сали 2 новых рода этой группы (*Atalodera* и *Sarisodera*). Указанные авторы пришли к заключению, что образование цисты или отсутствие цистообразования у некоторых явно близких групп нематод не может считаться существенным критерием в их систематике на уровне подсемейств, поэтому в подсемейство гетеродерин были включены роды *Heterodera* и *Sarisodera*, образующие цисты, а с другой стороны, также роды *Meloidodera*, *Cryphodera* и *Atalodera*, у представителей которых этого феномена не наблюдается. В последующих ревизиях группы (Wouts, 1973a, b, c) были описаны роды *Zelandodera* (близок к *Cryphodera*, но без анального выступа тела) и *Sherodera* (близок к *Atalodera*, но без отчетливо выраженных губ вульвы). Дальнейшей заслугой Воутса было разделение гетеродерид на 3 подсемейства (*Heteroderinae*, *Meloidoderinae* и *Ataloderinae*) и выделение галловых нематод — мелойдогин в отдельное семейство *Meloidogynidae*. Так как мелойдогины существенно отличаются от типичных гетеродерид по наиболее важным в систематике этих нематод личиночным признакам, то признание их на уровне отдельного семейства способствовало дальнейшему развитию наших представлений о филогении целого ряда специализированных групп фитонематод. Подавляющее большинство дальнейших исследователей придерживалось этих взглядов с некоторыми изменениями, не имеющими принципиального значения. Таким образом, было предложено самостоятельное подсемейство гетеродерид *Sarisoderinae* (Husain, 1976). Э. Л. и Х. А. Кралль (1978) подняли подсемейства Воутса в ранг самостоятельных семейств гоглолаймоидей — *Ataloderidae* и *Meloidoderidae*, а в рамках семейства гетеродерид в узком понимании они считали целесообразным создание 3 подсемейств (*Heteroderinae*, *Punctoderinae* и *Sarisoderinae*). Кроме того, Э. Л. и Х. А. Кралль считали род *Heterodera* сборным и выделили из него 2 новых рода — *Bidera* и *Cactodera*. Немного раньше из группы *Heterodera* s. l. был выделен также самостоятельный род *Globodera* Behrens, 1975, который Скарбилович уже в 1959 г. рассматривала в качестве подрода гетеродер.

За последние годы систематика гетеродерид и смежных групп нематод быстро дополнялась новыми родами. Род *Thecavermiculatus* Robbins, 1978 похож на аталодер, но лишен вульварного конуса. Род *Dolichodera* Mulvey et Ebsary, 1980 весьма напоминает глободер, но у него отсутствуют перинеальные бугорки на кутикуле у цист. Род *Verutus* Esser, 1981 сравнивается с мелойдодерами, но отличается от них еще более примитивными признаками, такими как крупные губы вульвы и длинная ее щель. Род *Ephippiodera* Shagalina et Krall, 1981 был обоснован для 2 видов гетеродерид, отнесенных раньше к роду *Bidera*; отличительным признаком служит широкий вульварный мост и положение фенестр на значительном расстоянии друг от друга. Род *Rhizonema* Cid del Prado Vega, Lownsbery et Maggenti, 1983 характеризуется наличием более короткого стилета, чем у сравниваемого рода *Sari-*

sodera, что не является веским таксономическим признаком на уровне рода. Виды гетеродер, имеющие вульварный конус и циркумфенестровый тип фенестрации, были выделены в род *Cactodera* Krall et Krall, 1978. Виды гетеродер с короткой щелью вульвы и бифенестровым типом фенестрации этими же авторами рассматриваются как род *Bidera* Krall et Krall, 1978.

Недавно в группе аталодерин был описан род *Camelodera* (Кралль, Шагалина, Иванова, 1988); наиболее близким для него считается также лишь недавно предложенный род *Bellodera* Wo-uts, 1985.

Все описанные за последние годы роды гетеродерид и близких семейств вошли в систему, основы которой были разработаны Воутсом.

Совершенно иные взгляды на систематику гетеродерид развивает М. Люк с соавторами. В 1978 г. ими был описан весьма оригинальный новый род *Hylonema* Luc, Taylor, Cadet, 1978, в котором обнаруживались признаки аталодерин (отсутствие цистообразования), мелойдедерин (высокие дуги базальной пластинки губной области), а также настоящих гетеродерин (наличие нижнего моста и вульварного конуса у самок).

По совмещению настолько разнообразных признаков, характерных для представителей различных групп гетеродерид, род *Hylonema* не мог быть включен ни в одно из предложенных ранее подсемейств этой группы. По этой причине Люк с соавторами вообще отказались от подразделения семейства гетеродерид на подсемейства и включили в семейство все известные роды, значительно отличающиеся друг от друга.

В последующей ревизии М. Люк, А. Мэджэнти и Р. Фортюнер (Luc, Maggenti, Fortuner, 1988) присоединили собственно гетеродерид, галловых нематод (мелойдогинид) и накоббодерид в одно семейство гетеродерид (*Heteroderidae*), соответственно, с 3 подсемействами (*Heteroderinae*, *Meloidogyninae* и *Nacobboderinae*). Такое разделение соответствует консервативным взглядам указанных авторов, согласно которым они во всех случаях, когда это только возможно, уклоняются от «искушения надувать» классификации как в горизонтальном, так и в вертикальном направлениях. Согласно этому не следует основываться на отдельных признаках при составлении диагнозов семейств. Семейство представляет собой скопление состоящих в родстве родов, которые прошли совместную эволюцию и отличаются не отдельными признаками, а комплексом признаков, ни один из которых не может рассматриваться отдельно. Например, вздутая форма тела самок как отдельный признак сама по себе не может считаться поводом для диагностики семейства. В сочетании же с другими признаками, такими как метаморфоз у самцов, анатомия губной области, морфология пищевода и др., форма тела приобретает значение, позволяющее выдвигать семейство гетеродерид в составе, отмеченном выше. При подобном подходе семейства *Meloidogynidae*, *Meloi-*

doderidae и Ataloderidae становятся младшими синонимами семейства гетеродерид. Типовое его подсемейство — *Heteroderinae* — также будет включать в качестве синонимов целый ряд групп, другими авторами рассматриваемых в качестве отдельных подсемейств (*Meloidoderinae*, *Ataloderinae*, *Sarisoderinae*, *Punctoderinae*, *Verutinae*, *Cryphoderinae*).

Согласно этой классификации в подсемейство гетеродерин будут включены явно далекие в филогенетическом отношении роды. Кроме традиционных групп этого подсемейства, оно будет объединять также формы, морфологически существенно отличающиеся друг от друга. В подсемейство гетеродерин по Люку и соавторам входят роды *Heterodera*, *Globodera*, *Punctodera*, *Cactodera*, *Sarisodera*, *Meloidodera*, *Cryphodera*, *Atalodera*, *Hylonema*, *Thecavermiculatus*, *Dolichodera*, *Verutus*, *Rhizonema*, *Afenestrata* и *Bellodera*. Таким образом, состав подсемейства гетеродерин становится слишком «расплывчатым», а в его диагноз будут включены различные исключения от считавшегося наиболее типичным строения. В подсемейство входят группы нематод, образующих или не образующих цисту, с расположением вульвы терминально, субтерминально или экваториально, а выделительной поры — на уровне, впереди или позади уровня метакорпального бульбуса пищевода. Личинки всех групп гетеродерин характеризуются единым признаком — мощным развитием внутреннего скелета в губной области и стилетом, длина которого превышает 17 мкм. Что касается паразито-хозяйинных отношений, то гетеродерины при настолько широкой трактовке также остаются гетерогенными, так как они включают формы, индуцирующие в корнях растений-хозяев либо синцитий, либо гигантские клетки с единственным гигантским ядром.

Мы не будем останавливаться на системе других подсемейств гетеродерид по Люку и соавторам. Это — подсемейство *Meloidogyninae* с единственным родом *Meloidogyne* и подсемейство *Nacobboderinae* с родами *Nacobbodera*, *Meloinema* и *Bursadera*. Эти группы претерпели настолько сильную дивергентную эволюцию, что включение их в состав семейства гетеродерид, на наш взгляд, нецелесообразно.

Переходим к анализу исследований, в которых специально освещаются вопросы филогении гетеродерид. Сравнительно-морфологический анализ группы в целом наиболее полно представлен в работах В. Феррис и В. М. Воутса, которые при решении вопросов эволюции гетеродерид применяли кладистический метод. С целью выявления гипотетических предков изучаемых форм при составлении кладограмм включается информация не только о реальных, а также о «воображаемых», т. е. не существующих в настоящее время, таксонах. Феррис (Ferris, 1979, 1985) представила кладограмму о взаимоотношениях и гипотетическом происхождении 10 родов группы. Несмотря на то, что Феррис — не узких специалист по гетеродеридам, и ее анализ основывается исключи-

тельно на разработке литературных сведений, основные выводы ее совпадают с более подробными данными Воутса (Wouts, 1985). Мы не можем согласиться с Феррис в том, что наиболее примитивной группой среди цистообразующих нематод она считала группу видов «*Heterodera avenae*». Эта группа довольно узко специализирована к жизни в засушливых районах и на специализированных растениях-хозяевах, к которым относятся злаки.

Заслугой Феррис является предположение о том, что она считала кладистический анализ цистообразующих нематод перспективным при изучении закономерностей географического распространения этой группы. Она заключила, например, что виды гетеродер групп «*avenae*» и «*cacti*» начали распространяться в очень ранний исторический период как в Лавразии, так и по территории бывшей Гондваны. Наши данные по сопряженной эволюции глободер (группа «*cacti*») с растениями-хозяевами вполне подтверждают предположение о ранней совместной эволюции этой группы и лишь о дальнейшей дивергенции видов по группам хозяев — на сложноцветных и розоцветных в Евразии, а на пасленовых — в Америке (Кралль, Кралль, 1978).

Ниже мы остановимся более подробно на кладистическом анализе гетеродерид, проведенном Воутсом (Wouts, 1985). Указанный автор, как специалист, долгие годы работавший по гетеродеридам, использовал для анализа группы также собственные данные, в том числе типовой материал по представителям всех родов гетеродерид. Мы считаем работу Воутса наиболее современным и удачным решением вопросов систематики и филогении гетеродерид. При рассмотрении системы Воутса остановимся на некоторых вопросах, где наши взгляды с ним полностью не совпадают.

При изучении примитивных и вторичных признаков в семействе гетеродерид Воутс считал, что предки этой группы произошли от более примитивных форм семейства гоглолаймид. Согласно этой гипотезе предки гетеродерид должны были характеризоваться несколько разбухшей формой тела у самок, у которых еще сохранилась кольчатость кутикулы и которые не превращались в цисту. Для примитивных представителей гетеродерид характерны мощный стилет, парные яичники и положение вульвы в средней части тела. Для самцов примитивных форм характерны наличие бурсы и хвоста, а для инвазионных личинок — почти сферический ротовой диск с 6 одинаково развитыми губами и наличие гиалиновой части в терминальной области хвоста.

Наиболее примитивным среди современных форм гетеродерид Воутс считает род *Verutus* (рис. 1), который характеризуется длинной щелью вульвы у самок, редукцией хвоста и отсутствием бурсы у самцов. У всех остальных, эволюционно более продвинутых групп семейства длина щели вульвы заметно сокращается, а это коррелирует с загибом задней части тела у самцов под прямой угол, чего не наблюдается только у верутусов.

HETERODERIDAE

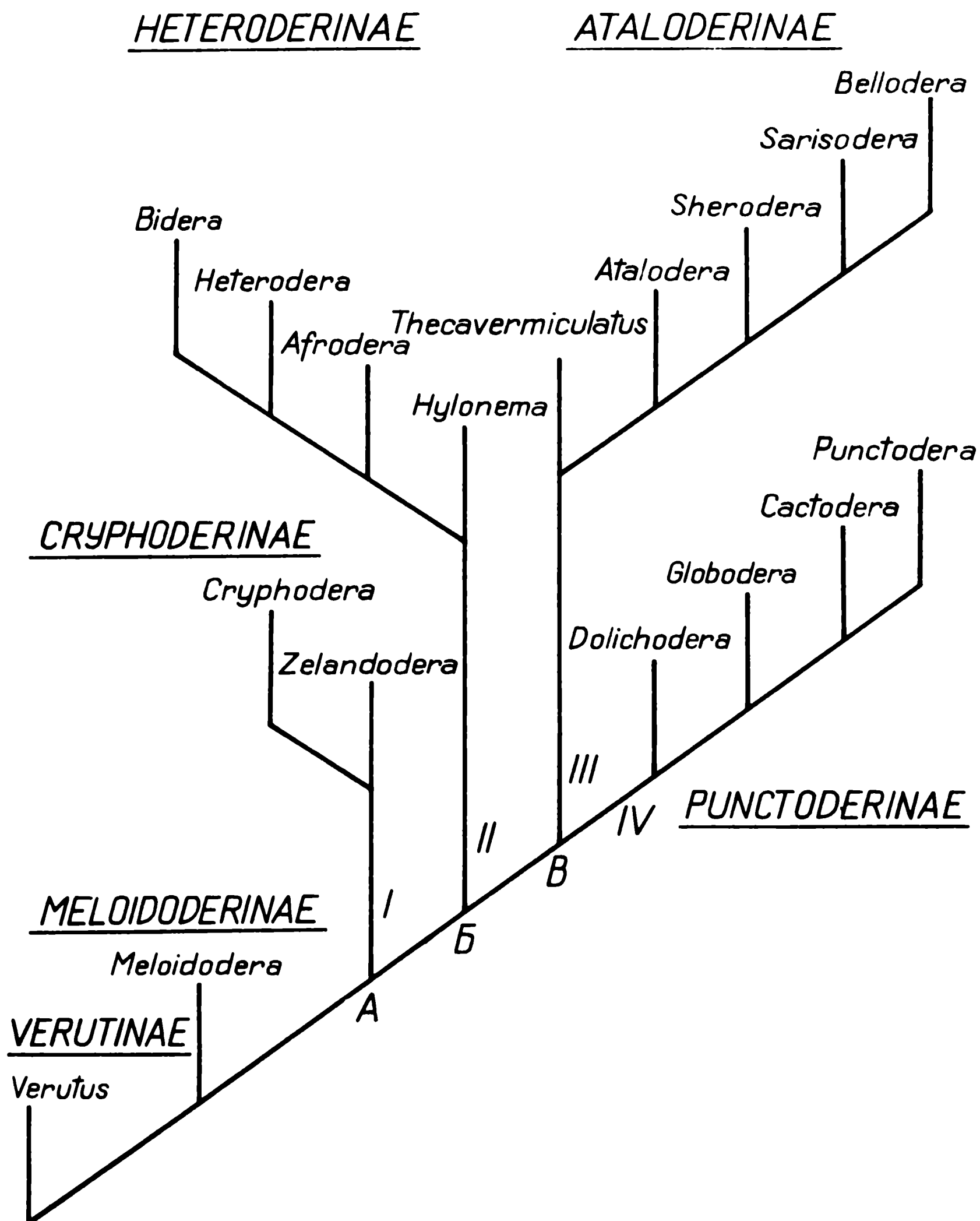


Рис. 1. Филогенетическое дерево подсемейств и родов семейства Heteroderidae (по Wouts, 1985)

Fig. 1. Phylogenetic tree of the subfamilies and genera of the family Heteroderidae. After W. M. Wouts (1985)

Начиная с рода *Meloidodera*, который был описан на 25 лет раньше рода *Verutus* и долгое время считался наиболее примитивным представителем гетеродерид, тело у самок приобретает почти шаровидную форму. У более продвинутых групп наблюдаются модификации этой формы (грушевидные или лимоновидные самки).

Приобретение сферической формы тела, только своей передней частью погруженного в ткани корней растений-хозяев, в дальнейшей эволюции привело к проявлению тенденции перемещения вульвы в заднюю часть тела. От гипотетического предка к таким морфологическим признакам дальнейшее развитие продолжалось по двум линиям. В первую из них входят 2 близких рода — *Cryphodera* и *Zelandodera*, из примитивных признаков у которых сохранилась кольчатость кутикулы у самок. Из общих вновь приобретенных признаков для этих родов характерно развитие отчетливо выраженных губ вульвы, отсутствующих у более примитивных форм. Род *Cryphodera* отличается от *Zelandodera* наличием анального выступа на кутикуле у самок — признака, значение которого в систематике на родовом уровне проблематично, поэтому ряд авторов возражает против выведения зеландодер в качестве самостоятельного рода.

Дальнейшее развитие семейства сопровождалось исчезновением кольчатости на кутикуле у разбухших самок. Воутс намечает три основные линии такого развития. От гипотетического предка (см. рис. 1, Б) начинается развитие второй линии гетеродерид — подсемейства гетеродерин. Для этой линии характерны морфологические изменения в губной области у инвазионных личинок, выражающиеся в тенденции слияния субдорсальных и субвентральных губ с ротовым диском. Наиболее примитивным из современных представителей этой эволюционной линии считается тропический род *Hyloneta*, у которого еще не наблюдается цистообразования. У более продвинутых родов этой линии самки после смерти превращаются в цисту, способствующую сохранению потомства внутри их тела. Одновременно с цистообразованием у них развивается вульварный конус. Наиболее примитивным родом из групп, приобретавших цистообразование является род *Afenestrata* (*Afrodera* по Воутсу — младший синоним). Примитивным признаком у этого рода считается наличие губ вульвы, находящихся на значительном расстоянии друг от друга. В дальнейшей эволюции предполагается сближение губ вульвы, уплощение в результате этого вульварного конуса и перемещение щели вульвы ближе к поверхности тела. Это — типичная картина для рода *Heterodera*, у которого после превращения самок в цисту по обеим сторонам вульвы развивается так называемая фенестрация. При наличии толстой, представляющей хорошую защиту для яиц кутикулы, обе фенестры (т. е. участки тела с очень тонкой кутикулой, которая впоследствии разрывается) предназначены для выхода вылупившихся внутри цист личинок. Развитие фенестрации у самок кор-

релирует с сокращением длины щели вульвы, которая больше не служит для выхода личинок. Исходную группу гетеродерин представляют формы с амбифенестровым типом фенестрации. Сюда относится большое количество видов, а эта группа, по-видимому, сильно эволюционирует также в настоящее время (Кралль, Кралль, 1978). При переходе на питание в корнях растений, произрастающих в более засушливых районах (в частности, к таковым относятся злаки) произошло дальнейшее сокращение длины щели вульвы в корреляции с изменением типа фенестрации (возникновение бифенестровых форм, присоединенных нами в род *Bidera*). В. Н. Чижов и Н. В. Березина (1988) показали, что для рода бидер характерно также строение половой трубки у самок, которое отличается от таковой у представителей рода *Heterodera*. У бидер передний участок преутеральной железы представлен регулярной триколумеллой из клеток прямоугольной формы, у гетеродер — регулярной квадриколумеллой из таких же клеток. Несмотря на то, что род *Bidera* в настоящее время не нашел общего признания и рассматривается как синоним гетеродер, мы придерживаемся точки зрения, совпадающей со взглядами Чижова и Воутса, о родовой самостоятельности бидер.

Дальнейшее сокращение длины щели вульвы сопровождалось с уменьшением размеров обеих фенестр, которые отодвинулись от щели вульвы и таким образом находятся на значительном расстоянии друг от друга. Эти морфологические изменения характерны для существования в исключительно аридных условиях. На наш взгляд, такие формы целесообразно выделить из рода *Bidera* в самостоятельный род *Ephippiodera* (Шагалина, Кралль, 1981).

Воутс, признавая выделение бидер, в то же время считает морфологические различия эфиппиодер недостаточными для обоснования самостоятельного рода, однако морфологические различия между бидерами и эфиппиодерами более значительные, чем различия между бидерами и гетеродерами. Далее, учитывая экологические особенности развития типичных эфиппиодер в пустынях можно думать, что изоляция этой своеобразной группы гетеродерин от настоящих бидер была достаточно длительной для возникновения существенных, на наш взгляд, морфологических приспособлений. По этой причине мы придерживаемся наших прежних взглядов о выделении эфиппиодер в качестве самостоятельного рода. Валидность группы эфиппиодер (но не бидер) признается также Сиддики (Siddiqi, 1985). При выделении эфиппиодер в качестве рода группа настоящих бидер становится гораздо более гомогенной (Шагалина, Кралль, 1981).

Особую филогенетическую ветвь гетеродерид представляют подсемейства аталодерин и пунктодерин. Согласно Воутсу, эти подсемейства имеют общую предковую форму (см. рис. 1, В). У представителей указанных подсемейств в кутикуле у самок раз-

вивается дополнительный слой («слой Д»), который отсутствует у более примитивных групп гетеродерид, рассмотренных выше.

У видов подсемейства аталодерин перинеальная область кутикулы у самок находится на небольшом выступе тела, а вульва и анус расположены на близком расстоянии друг от друга. У более примитивных групп подсемейства изменения цвета кутикулы у самок после смерти не наблюдается, и этот признак возникает независимо от гетеродерин только у некоторых родов филогенетически более позднего происхождения. В большинстве случаев кутикула тела самок у аталодерин остается эластичной также после смерти; несмотря на ее потемнение процесс цистообразования у них приостанавливается и не достигает такого уровня, как у настоящих гетеродерин или пунктодерин. Безусловно, Воутс совершенно прав, считая, что способность к цистообразованию приобретена аталодеринами и гетеродеринами независимо друг от друга.

Среди аталодерин исключительно близкое расстояние между вульвой и анусом характеризует род *Thecavermiculatus*. Для данного рода весьма характерны также узкие пищеводные железы у инвазионных личинок.

Род *Thecavermiculatus*, представители которого паразитируют на злаках, в ревизии Воутса считается не эволюционно продвинутым, а наоборот, наиболее примитивной группой филогенетической линии аталодерин. Это не согласуется с нашими выводами о высокой степени специализации некоторых других групп гетеродерид, паразитирующих на растениях, находящихся на третьей ступени филогенетического развития. В этом отношении наши взгляды совпадают с данными Воутса о паразитировании на злаках бидер и пунктодер; обе эти группы справедливо представлены «вершинами» в эволюционном ряде своей линии. Тем не менее на злаках паразитируют также 15 видов настоящих гетеродер (род *Heterodera*), а также отдельные представители других групп семейства. Несмотря на это, дальнейшее эволюционное развитие аталодерин и распределение группы на растениях, не относящихся к специализированному семейству злаков, вряд ли представляется возможным. Скорее всего, следует ожидать существования в природе еще других, не известных науке примитивных групп аталодерин.

Однако по системе Воутса текавермикуляты считаются примитивной группой и из них выводится род *Atalodera*. Для него характерно развитие типичного вульварного конуса и терминальное расположение ануса на последнем.

У рода *Sherodera* анус перемещается на внутреннюю губу вульвы, как и у близкого рода *Sarisodera*; однако для последнего характерным является изменение цвета (потемнение) кутикулы после смерти самок, чего не наблюдается у шеродер. В рассматриваемой работе Воутса он свел род *Rhizonema* в синоним *Sarisodera*.

Из этих же групп аталодерин выдвигается также род *Bellodera*, для которого характерным является перемещение ануса с внутренней губы вульвы на внешнюю сторону конуса.

Для описанного после выхода работы Воутса рода аталодерин *Camelodera* (Кралль, Шагалина, Иванова, 1988) характерно перемещение ануса на значительное расстояние от терминуса конуса в дорсальную сторону тела. Этот признак сближает камелодер с родом *Bellodera*. У представителей обоих родов кутикула после смерти самок темнеет, но остается эластичной, что отличает их от гетеродерин, для которых характерно цистообразование. Камелодеры отличаются от беллодер расположением выделительной поры у самок ниже уровня метакорпального бульбуса пищевода, в то время как у беллодер она расположена на уровне основания стилета. Это существенное морфологическое различие. Далее — беллодеры, как и все остальные роды аталодерин, редко обнаруживаются в пустынях Северной Америки; камелодеры же оказываются пока единственными представителями этой группы нематод в Старом Свете. Обитание аталодерин в пустынях Средней Азии, несомненно, указывает на общность происхождения нематофаун Азии и Америки. Вполне возможно, что аталодерины в историческом прошлом были более широко распространены на обоих материках. В настоящее время в связи с резким изменением климата они продолжают существовать только отдельными очагами, разобщенными друг от друга значительными расстояниями (Кралль, Шагалина, Иванова, 1988). Вполне возможно, что многие промежуточные формы из этой группы нематод не дожили до настоящего времени — они вымерли в историческом прошлом. По этой причине мы не располагаем более полными сведениями о формах, совмещающих в себе признаки филогенетически довольно далеких групп. Если принять, что расположение отверстия выделительной железы является веским признаком в систематике нематод (а нам кажется, что этот признак имеет гораздо большее значение, чем перемещение ануса на какое-то расстояние от терминуса конуса), то вопрос о близости беллодер и камелодер остается открытым, и при отсутствии промежуточных форм аталодерин мы не можем делать окончательного вывода о филогенетических отношениях указанных родов.

Согласно взглядам Воутса подсемейство пунктодерин имеет общее происхождение с аталодеринами (общий гипотетический предок, см. рис. 1, В). Это — четвертая линия в филогенетическом развитии гетеродерид. Характерной чертой в морфологии видов указанной линии является перемещение ануса на определенное расстояние от вульвы, длина щели которой сокращается. По всей линии характерно цистообразование. Наиболее примитивной из современных форм этой линии развития считается род *Dolichodera*. Ко времени образования цисты фенестрация у долиходер полностью окружает небольшую щель вульвы, которая затем исчезает. Такой тип фенестрации кутикулы называется циркумфенестровым, и он характерен для всех видов рассматриваемой филогенетической линии. Образующееся на месте таких фенестр отверстие в кутикуле самок служит для выхода из цист личинок. К сожалению,

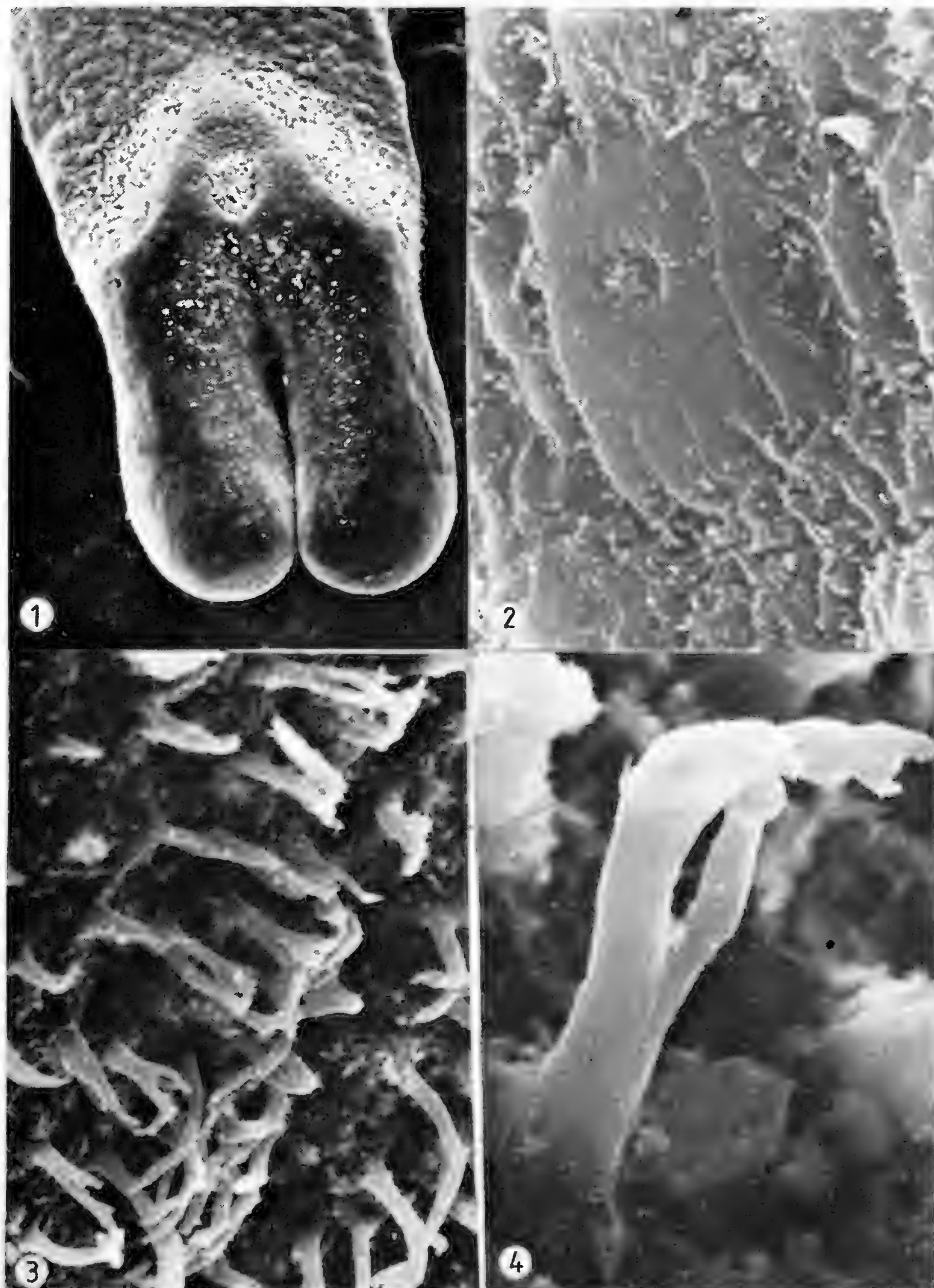


Рис. 2. *Parachordodes propareolatus*:

1 — хвостовая вилка самца, $\times 150$; 2 — ареола II типа, $\times 2000$; 3 — щетинки субклоакального поля, $\times 1500$; 4 — отдельная щетинка, $\times 7500$

Fig. 2. *Parachordodes propareolatus*:

1 — male tail, $\times 150$; 2 — second type areola, $\times 2000$; 3 — bristles of subcloacal field, $\times 1500$; 4 — separate bristle, $\times 7500$

растения-хозяева долиходер неизвестны, и по этой причине мы не можем высказать своих соображений по поводу примитивности этой группы.

При дальнейшем усложнении строения области вульвы в ней возникают так называемые перинеальные бугорки, характерные для рода *Globodera*, считавшегося дочерней группой долиходер. Согласно представлениям Воутса возникновение вульварного конуса у самок этой филогенетической линии — явление вторичное. Циркумфенестровые пунктодеры, обладающие конусом, были выделены нами в род *Cactodera* (Кралль, Кралль, 1978), который сейчас принимается также другими систематиками. Однако по нашим представлениям род кактодер более примитивен по сравнению с глободерами, так как удлиненная лимоновидная форма тела с выступающим вульварным конусом у гетеродерид — более древний признак. Следовательно, род *Cactodera*, в филогенетической близости которого с глободерами нет сомнения, должен считаться либо более примитивным представителем рассматриваемой линии, либо представлять собой особую боковую ветвь этой же линии.

Род *Punctodera* также относится к данной линии — к подсемейству пунктодерин; для него характерно развитие фенестрации также в области ануса. Это безусловно вторичный признак, который нигде в пределах семейства больше не встречается. Мы согласны с Воутсом в том, что в сравнении с глободерами и кактодерами пунктодеры эволюционно более продвинуты и находятся на вершине соответствующей линии. Такой взгляд поддерживается также анализом специализации пунктодер, которые паразитируют исключительно на растениях семейства злаков, находящихся (см. далее) на третьей ступени филогенетического развития. О высокой степени обособленности пунктодер говорит своеобразная для пунктодерной линии развития, губная область у личинок — сращение латеральных губ с оральным диском (Mulvey, Stone, 1976).

Признавая особое значение морфологических признаков неполовозрелых форм в изучении эволюционного процесса у паразитов, отметим, что считавшееся до последнего времени важным строение губной области у инвазионных личинок гетеродер оказалось довольно однообразным у большинства из исследованных в этом отношении форм. Существенные изменения в морфологии губной области, за некоторыми исключениями в других группах (*Punctodera*), хорошо прослеживаются именно и только в пределах подсемейства гетеродерин, где оно изучено у многих форм. В остальных же линиях развития губная область почти всюду сохраняет примитивные черты строения.

Анализ кормовой специализации, т. е. степени приуроченности нематод рода гетеродер и смежных групп к растениям-хозяевам, привел нас к выдвижению гипотезы о сопряженной эволюции цистообразующих нематод с их хозяевами (Кралль, Кралль, 1970, 1978, 1979). Эта гипотеза подтвердилась исследованиями А. Р. Стоуна (Stone, 1979, 1985). Заслугой последнего автора сле-

дует считать, что он, помимо специализации нематод, обратил внимание также на морфологическое строение личинок, менее измененных паразитизмом, чем взрослые особи (см. выше). Представления Стоуна об эволюции гетеродер приведены на рис. 2. Согласно его взглядам, наиболее примитивная форма гетеродер должна была относиться к группе «*Heterodera cruciferae*».

В филогенетических системах растений, представленных ботаниками, нередко отличаются объемы отдельных группировок и не совпадают их названия. Терминология группировок растений-хозяев в работах Стоуна дана по авторам, труды которых используются в англо-американской литературе. Общие же выводы в этих работах не отличаются от таковых советских ботаников, работы которых легли в основу нашего анализа.

В дополнение к нашим исследованиям Стоун указывает на дальнейшие факты, подтверждающие гипотезу о сопряженной эволюции нематод с растениями-хозяевами. К таковым относятся наблюдения о том, что устойчивость растений к нематодам в основном наблюдается только в случае паразитирования узко специализированных видов, а специфичные по хозяевам патотипы (расы) также выявлены только у высоко адаптированных паразитов. То обстоятельство, что распределение генов устойчивости в основном ограничивается ареалом естественного распространения соответствующих паразитов, наводит на мысль о том, что устойчивость растений-хозяев и вирулентность нематод наиболее вероятно регулируются генами, согласно имеющейся гипотезе *ген—на—ген* (Stone, 1985).

Ниже мы не будем вдаваться в подробности вопроса о сопряженной эволюции. Для лучшего понимания приведенных здесь схем, отражающих суть наших представлений о сопряженной эволюции гетеродерид с растениями-хозяевами, приводим лишь кратко основные положения по этому вопросу (Кралль, Кралль, 1978). Дополним этот анализ также более поздними данными, особенно по вновь описанным группам гетеродерид.

Наш первичный анализ касался исключительно только покрытосеменных растений-хозяев видов рода *Heterodera* и смежных групп. Оказалось, что виды этого сборного рода паразитируют только на некоторых группах покрытосеменных; при этом были выявлены общие закономерности распределения видов гетеродерид на этих группах, составляющих суть нашей гипотезы о сопряженной эволюции.

Кроме описания новых видов гетеродерид, изменились и дополнились также взгляды на систематику группы. Мы постараемся отражать эти изменения в разработанных филогенетических схемах. Они расширяют, но отнюдь не изменяют наши представления об основных путях эволюции группы в целом.

Вопросы филогении растений рассматриваются в работах многих советских и зарубежных авторов-ботаников. Наш анализ (рис. 3 и 4) был проведен на основании результатов работ

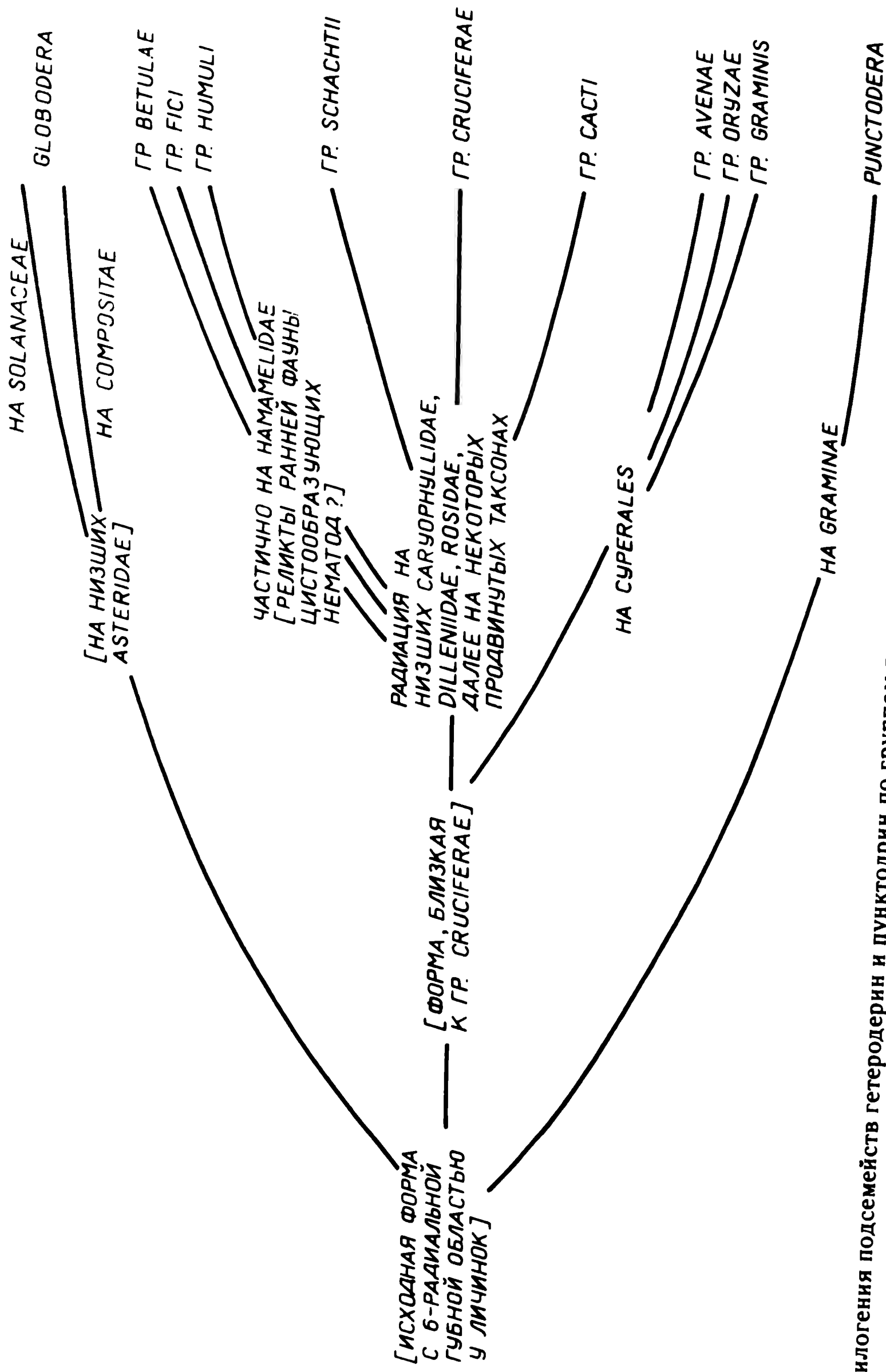


Рис. 2. Филогения подсемейств гетеродерин и пунктодерин по группам видов с учетом строения губной области у личинок, морфологии самок и растений-хозяев (по Stone, 1979)

Fig. 2. Phylogeny of groups of species in the subfamilies Heteroderinae and Punctoderinae based on juvenile lip pattern, morphology in females and host plants. After A. R. Stone (1979)

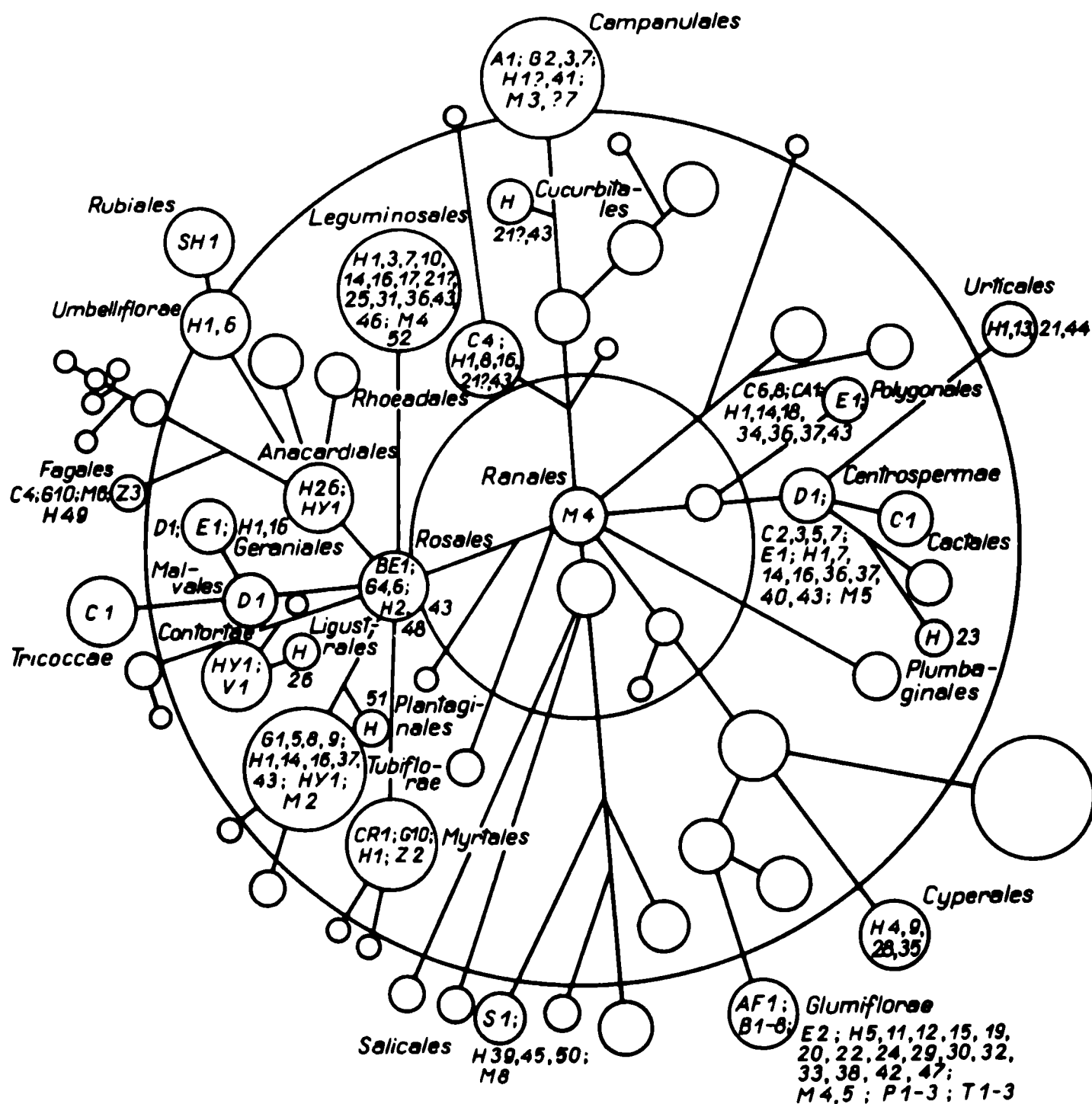


Рис. 3. Приуроченность видов гетеродерид к группам растений-хозяев с учетом филогенетических отношений порядков покрытосеменных по схеме А. А. Гроссгейма (1945). Ориг.

Fig. 3. Host specificity of the species of Heteroderidae with respect to plant groups in accordance with phylogenetic relations of the orders of angiosperms as outlined by A. A. Grossgeim (1945). Original

двух советских специалистов по филогении растений — А. А. Гроссгейма (1945) и А. Л. Тахтаджяна (1966, 1970).

Эволюцию покрытосеменных Гроссгейм (1945, рис. 3) представляет в виде трех ступеней развития. Первая ступень Protanthophyta с порядками Magnoliales, Ranales (Ranunculales) и др. является наиболее примитивной (изображена в центре круга на рис. 3). Вторая ступень эволюционного развития покрытосеменных называется осложненной (Mesanthophyta), и она содержит крупные порядки растений, широко распространенные в наше время, такие как Caryophyllales, Fabales, Polygonales, Scrophulariales, Rhoadales с семействами гвоздичных, бобовых, гречишных, норичниковых, крестоцветных и др. Третья ступень филогенетического развития покрытосеменных является наиболее высокой и называется специализированной (Hypsanthophyta). К этой группе растений относятся порядки Glumiflorae, Cyperales, Cam-

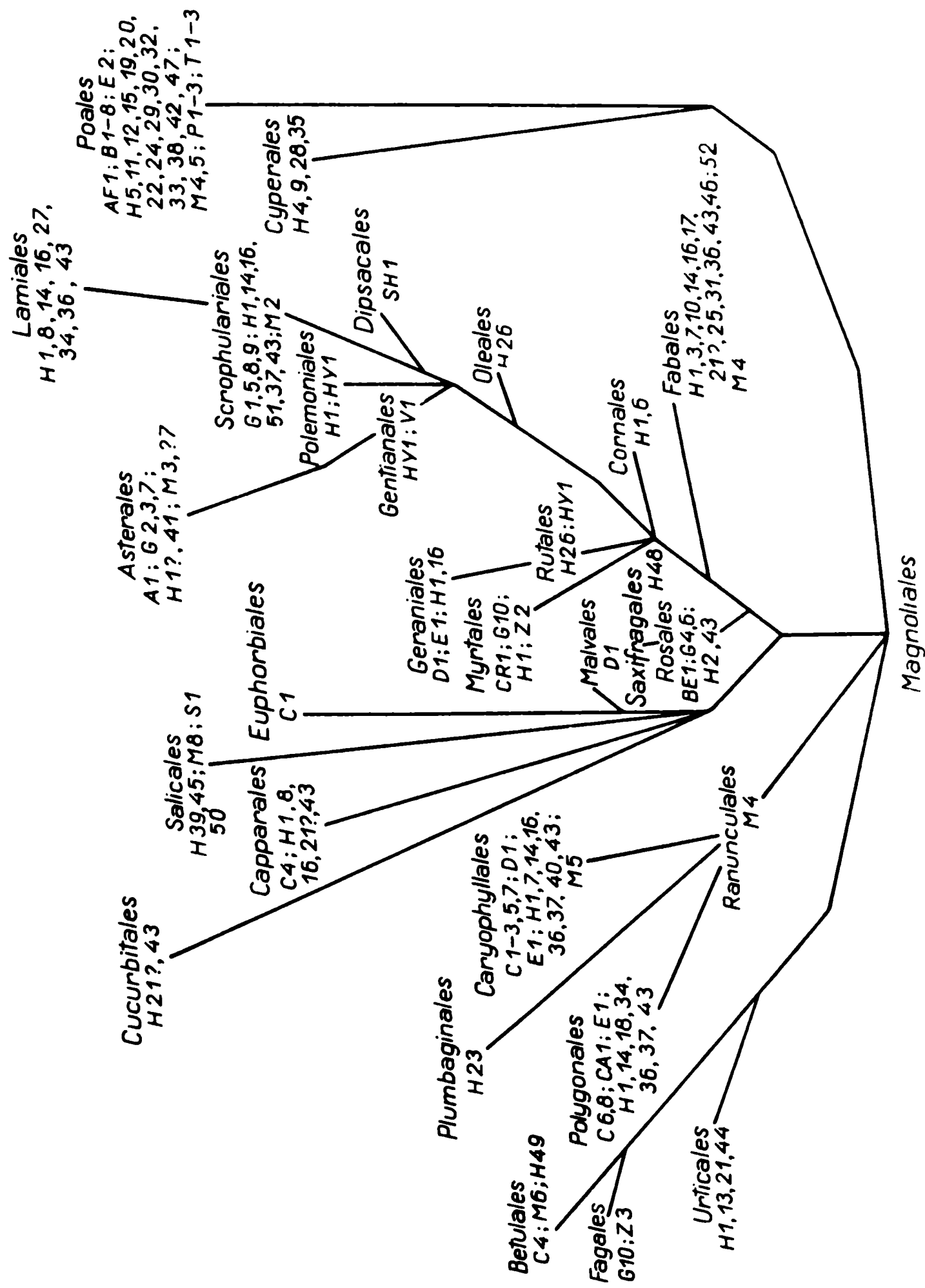


Рис. 4. Приуроченность видов гетеродерид к группам растений-хозяев с учетом филогенетических отношений порядков покрытосеменных по схеме А. А. Тахтаджяна (1966, 1970). Ориг.

Fig. 4. Host specificity of the species of Heteroderidae with respect to plant groups in accordance with phylogenetic relations of the orders of angiosperms as outlined by A. L. Takhtadjan (1966, 1970). Original

panulales, Umbelliferae со семействами злаков, осоковых, сложноцветных, зонтичных и др.

До сих пор достоверные находки видов семейства гетеродерид в узком понимании (род *Heterodera* и смежные группы) на представителях первой, принимаемой за исходную, группе покрытосеменных отсутствуют.

Вторая, осложненная ступень развития покрытосеменных характеризуется видами гетеродер, обладающими широким спектром растений-хозяев. Именно на этой ступени началась широкая дивергенция гетеродер по растениям-хозяевам. Только для этой ступени развития характерны гетеродеры, способные паразитировать на растениях, относящихся к весьма далеким в таксономическом отношении группам (см. рис. 3 и 4).

Для растений, достигших в эволюционном развитии третьей, осложненной ступени развития характерны виды гетеродер, обладающие узкими спектрами хозяев. Гетеродеры, паразитирующие на таких растениях, адаптировались к наиболее постоянной узкоспецифичной среде обитания. Нередко они обнаруживаются в качестве паразитов только в пределах одного вида, рода или семейства растений.

Более подробно эти вопросы рассматривались в наших предыдущих публикациях (см. выше). На рис. 3 и 4 сделана попытка графически изображать материал о приуроченности всех известных ныне групп гетеродерид к растениям-хозяевам.

Первичным материалом для гипотезы о сопряженной эволюции послужили только роды «цистообразующих групп» гетеродерид (II и IV линии по филогенетическому дереву Боутса). Их положение в системе по растениям-хозяевам хорошо согласуется с нашими представлениями о степени специализации. Приведем лишь один пример. Все виды указанных групп гетеродер (в широком понимании), несмотря на родовую их принадлежность, паразитирующих на злаках (Poales по Тахтаджяну, Glumiflorae — по Гроссгейму), узко приурочены именно и только к этой группе растений-хозяев. Специализация к паразитированию на злаках развивалась независимо друг от друга у различных представителей гетеродерид, достигших таким образом «вершины» своего филогенетического развития. Помимо бидер, пунктодер и текавермикулятов, все виды которых приурочены к злакам, на них паразитируют также отдельные представители настоящих гетеродер, эфиппиодер, мелойдодер и единственный известный вид афенестрат.

Однако эти закономерности не распространяются на представителей гетеродерид, находящихся на более низких ступенях филогенетического развития. Анализ кормовой специализации видов рода мелойдодер показал, что один из них (*Meloidodera eurutyla*) может паразитировать как на злаках (III ступень), так и на гвоздичных (II ступень филогенетического развития покрытосеменных). Более того, вид *M. charis* (обозначен в центре рис. 3

как М4) — паразит пиона, т. е. растения, находящегося на первой, наиболее примитивной ступени филогенетического развития покрытосеменных, представляет пока единственный пример паразитирования гетеродерид на этой группе растений. Вид *M. charis* интересен тем, что он паразитирует не только в первой, но и во второй (на бобовых) и в третьей (на злаках) группах покрытосеменных, что говорит об исключительной эвриадаптивности указанного вида по отношению к выбору растений-хозяев.

Третий вид мелойдодер — *M. floridensis* — является паразитом сосны, которая относится не к покрыто-, а к голосеменным растениям; филогенез их на рис. 3 и 4 не отражается.

Анализ паразито-хозяйинных отношений в роде мелойдодер подтверждает примитивность этой группы нематод. Способность отдельных видов рода паразитировать как на голо-, так и на всех 3 ступенях покрытосеменных растений — яркий пример адаптивной радиации в группе, происходившей независимо от других подсемейств гетеродерид. Такой размах спектра хозяев позволяет думать, что мелойдодеры в прошлом могли быть гораздо более широко распространены в природе и что до настоящего времени дожили только отдельные его представители, находящиеся как на исходных, так и на весьма продвинутых стадиях специализации к хозяевам.

Независимо от низших гетеродерид паразитизм на многих отдаленных группах растений среди седентарных нематод особенно четко наблюдается у мелойдогинид (галловых нематод). Это — один из возможных путей в эволюции, обеспечивающих успех в борьбе за выживание.

Среди остальных низших групп гетеродерид паразитирование *Zelandodera podocarpī* на растениях семейства подокарповых, относящихся к голосеменным, также говорит о древнем возникновении этих нематод. Остальные 2 вида зеландодер — паразиты покрытосеменных растений.

Паразитирование же на голосеменных (на секвое, семействе таксодиевых) *Rhizonema sequoiae* мы не можем объяснить примитивностью этой группы нематод, отнесенных Воутсом к эволюционно весьма продвинутой линии аталодерин (и сведенных в синоним с сарисодерами). На данном уровне наших знаний следует либо допустить вторичный переход ризодер на голосеменные, либо сомневаться в том, что эти нематоды вообще относятся к аталодеринам. Вполне допустимо, что многие группы гетеродерид, связывающие более древних представителей этих нематод с высоко специализированными формами, еще не описаны для науки. Об этом свидетельствует редкость обнаружения многих групп и ограниченные их ареалы в малоизученных биотопах (пустыни, полупустыни).

Дополнительную информацию об уровне взаимной адаптации паразитических нематод с растениями можно получить изучением гистопатологических изменений в корнях, индуцируемых паразитами.

Образование единственной гигантской клетки в корнях растений, зараженных видами *Meloidodera*, *Cryphodera*, *Hylonema* и *Sarisodera*, и многоядерного синцития в корнях, зараженных видами *Atalodera*, *Heterodera*, *Globodera*, *Punctodera*, *Cactodera*, *Bidera*, *Verutus* и *Thecavermiculatus*, может служить дополнительным критерием при выявлении филогенетических отношений между этими группами нематод (Mundo-Ocampo, Baldwin, 1983; 1984; Cohn et al., 1984; Субботин, 1986), однако и здесь необходимо иметь в виду возможность конвергентной эволюции в ответах растительных тканей на паразитирование представителями различных, не состоящих в близком родстве групп нематод.

В заключение необходимо отметить, что в сравнении с объемом информации, которая была в наших руках при подведении первых итогов о систематике и филогении гетеродерид на второй половине 70-х годов, общие представления о группе сейчас гораздо более полные. Нам кажется, что применяемый нами метод анализа, приводивший к выводу о сопряженной эволюции гетеродерид с их растениями-хозяевами, в какой-то мере способствовал получению общего представления о филогении гетеродерид.

Самым важным достижением в изучении рассматриваемой группы нематод за последнее десятилетие следует считать признание общеизвестной в систематике истины о том, что некоторые признаки в эволюции могут возникать и конвергентно в разных систематических группах. К таким признакам у гетеродерид относится способность к цистообразованию. Тенденция к образованию цисты возникает на определенном уровне развития паразитических отношений нематод с их растениями-хозяевами. Очевидно, что это происходит независимо в подсемействах гетеродерин, пунктодерин и аталодерин. По этой причине не следует больше применять в качестве синонимов групповые названия «гетеродериды» и «цистообразующие нематоды», ибо цистообразование является лишь этапом в филогенезе и не характерно для семейства в целом. Понятие «цистообразование» относится не к систематике, а к экологии.

Принимая во внимание вышесказанное, система гетеродерид становится гораздо более естественной. Отсутствие среди специалистов единого мнения о том, считать ли отдельные линии развития гетеродерид подсемействами или присвоить им ранг самостоятельных семейств, не имеет принципиального значения в систематике группы.

Система гетеродерид, представленная Воутсом, не находится в противоречии с нашими представлениями об эволюции этих нематод. На данном этапе развития систематики эта система наиболее полно отражает картину о филогенетическом развитии группы, и мы ее принимаем за основу с некоторыми замечаниями, оговоренными выше. Вполне возможно, что в дальнейшем подсемейства гетеродерид, установленные в системе, опять будут рассматриваться в качестве самостоятельных семейств.

П Р И Л О Ж Е Н И Е

СПИСОК ВИДОВ СЕМЕЙСТВА HETERODERIDAE

(с сокращениями, принятыми на рис. 3 и 4)

Подсем. Verutinae Esser, 1981. Род *Verutus* Esser, 1981 (V): V1 — *V. volvingentis* Esser, 1981.

Подсем. Meloidoderinae Golden, 1971. Род *Meloidodera* Chitwood, Hannon et Esser, 1956 (M): M1 — *M. floridensis* Chitwood, Hannon et Esser, 1956*; M2 — *M. armeniaca* Pogosyan, 1960; M3 — *M. belli* Wouts, 1973; M4 — *M. charis* Hopper, 1960; M5 — *M. eurutyla* Bernard, 1981; M6 — *M. sikhotealinensis* Eroshenko, 1978; M7 — *M. tadshikistanica* Kirjanova et Ivanova, 1966; M8 — *M. tianschanica* Ivanova et Krall, 1985.

Подсем. Cryphoderinae Coomans, 1978. Род *Cryphodera* Colbran, 1966 (CRY): CRY1 — *C. eucalypti* Colbran, 1966. Род *Zelandodera* Wouts, 1973 (Z): Z1 — *Z. podocarpi* Wouts, 1973*; Z2 — *Z. coxi* Wouts, 1973; Z3 — *Z. nothophagi* Wouts, 1973.

Подсем. Heteroderinae Filipjev et Sch. Stekhoven, 1941. Род *Hylonema* Luc, Taylor et Cadet, 1978 (HY): HY1 — *H. ivoriensis* Luc, Taylor et Cadet, 1978; Род *Afenestrata* Baldwin et Bell, 1985 (AF): AF1 — *A. africana* (Luc, Germani et Netscher, 1973) Baldwin et Bell, 1985; Род *Heterodera* Schmidt, 1871 (H): H1 — *H. schachtii* Schmidt, 1871; H2 — *H. amygdali* Kirjanova et Ivanova, 1975; H3 — *H. cajani* Koshy, 1967; H4 — *H. canadensis* Mulvey, 1979; H5 — *H. cardiolata* Kirjanova et Ivanova, 1969; H6 — *H. carotae* Jones, 1950; H7 — *H. ciceri* Vovlas, Greco et di Vito, 1985; H8 — *H. cruciferae* Franklin, 1945; H9 — *H. cyperi* Golden, Rau et Gobb, 1962; H10 — *H. daverti* Wouts et Sturhan, 1978; H11 — *H. delvii* Jairajpuri, Khan, Setty et Govindu, 1979; H12 — *H. elachista* Oshima, 1974; H13 — *H. fici* Kirjanova, 1954; H14 — *H. galeopsidis* Goffart, 1936; H15 — *H. gambiensis* Merny et Netscher, 1976; H16 — *H. glycines* Ichinohe, 1952; H17 — *H. goettingiana* Liebscher, 1892; H18 — *H. graduni* Kirjanova, 1971; H19 — *H. graminis* Stynes, 1971; H20 — *H. graminophila* Golden et Birchfield, 1972; H21 — *H. humuli* Filipjev, 1934; H22 — *H. leuceilyma* Di Edwardo et Perry, 1964; H23 — *H. limonii* Cooper, 1955; H24 — *H. longicolla* Golden et Dickerson, 1973; H25 — *H. medicaginis* Kirjanova, 1971; H26 — *H. mediterranea* Vovlas, Inserra et Stone, 1981; H27 — *H. menthae* Kirjanova et Narbaev, 1977; H28 — *H. mothi* Khan et Husain, 1965; H29 — *H. oryzae* Luc et Berdon Brizuela, 1961; H30 — *H. oryzicola* Rao et Jayaprakash, 1978; H31 — *H. oxiana* Kirjanova, 1962; H32 — *H. pakistanensis* Maqbool et Shahina, 1986; H33 — *H. phragmitidis* Kazachenko, 1986; H34 — *H. polygoni* Cooper, 1955; H35 — *H. raskii* Basnet et Jayaprakash, 1984; H36 — *H. rosii* Duggan et Brennan, 1966; H37 — *H. rumicis* Pogosyan, 1961; H38 — *H. sacchari* Luc et Merny, 1963; H39 — *H. salixophila* Kirjanova, 1969; H40 — *H. scleranthii* Kaktina, 1957; H41 — *H. sonchophila* Kirjanova, Krall et Krall, 1976; H42 — *H. sorghi* Jain, Sethi, Swarup et Srivastava, 1982; H43 — *H. trifolii* Goffart, 1932; H44 — *H. urticae* Cooper, 1955; H45 — *H. uzbekistanica* Narbaev, 1980; H46 — *H. vigni* Edward et Misra, 1968; H47 — *H. zae* Koshy, Swarup et Sethi, 1971; H48 — *H. bergeniae* Maqbool et Shahina, 1988; H49 — *H. kirjanovae* Narbaev, 1988; H50 — *H. turangae* Narbaev, 1988; H51 — *H. plantaginis* Narbaev et Sidikov, 1987; H52 — *H. lespedezae* Golden et Cobb, 1963.

Род *Bidera* Krall et Krall, 1978 (B): B1 — *B. avenae* (Wollenweber, 1924) Krall et Krall, 1978; B2 — *B. arenaria* (Cooper, 1955) Krall et Krall, 1978; B3 — *B. bifenebra* (Cooper, 1955) Krall et Krall, 1978; B4 — *B. filipjevi* Madzhidov, 1981; B5 — *B. hordecalis* (Andersson, 1975) Krall et Krall, 1978; B6 — *B. iri* (Mathews, 1971) Krall et Krall, 1978; B7 — *B. mani* (Mathews, 1971) Krall et Krall, 1978; B8 — *B. ustynovi* (Kirjanova, 1969) Krall et Krall, 1978.

Род *Ephippiodera* Shagalina et Krall, 1981 (E): E1 — *E. turcomanica* (Kirjanova et Schagalina, 1965) Shagalina et Krall, 1981; E2 — *E. latipons* (Franklin, 1969) Shagalina et Krall, 1981.

Подсем. Ataloderinae Wouts, 1973. Род *Thecavermiculatus* Robbins, 1978 (T): T1 — *T. gracilancea* Robbins, 1978; T2 — *T. carolynae* Robbins, 1978; T3 — *T. crassicrustata* Bernard, 1981.

Род *Atalodera* Wouts et Sher, 1971 (A): A1 — *A. ucrici* Wouts et Sher, 1971.
Род *Sherodera* Wouts, 1973 (SH): SH1 — *S. lonicerae* Wouts, 1973.
Род *Sarisodera* Wouts et Sher, 1971 (S): S1 — *S. hydrophila* Wouts et Sher, 1971; S2 — *S. sequoiae* (Cid del Prado Vera, Lownsbery, Maggenti, 1983) Wouts, 1985*.

Род *Bellodera* Wouts, 1985 (BE): BE1 — *B. utahensis* (Baldwin, Mundo-Ocampo et Othman, 1983) Wouts, 1985.

Род *Camelodera* Krall, Schagalina et Ivanova, 1988 (CA): CA1 — *C. eremophila* Krall, Schagalina et Ivanova, 1988.

Подсем. Punctoderinae Krall et Krall, 1978.

Род *Dolichodera* Mulvey et Ebsary, 1978 (D): D1 — *D. andinus* (Golden, Franco, Jatala et Astogaza, 1983) Wouts, 1985.

Род *Globodera* (Skarbilovich, 1959) Behrens, 1975 (G): G1 — *G. rostochiensis* (Wollenweber, 1923) Behrens, 1975; G2 — *G. achilleae* (Golden et Klindic, 1973). Behrens, 1975; G3 — *G. artemisiae* (Erøshenko et Kazachenko, 1972) Behrens, 1975; G4 — *G. chaubattia* (Gupta et Edward, 1973) Wouts, 1984; G5 — *G. leptonepia* (Cobb et Taylor, 1953) Behrens, 1975; G6 — *G. mali* (Kirjanova et Borisenko, 1975) Behrens, 1975; G7 — *G. millefolii* (Kirjanova et Krall, 1965) Behrens, 1975; G8 — *G. pallida* (Stone, 1973) Behrens, 1975; G9 — *G. tabacum* (Lownsbery et Lownsbery, 1954) Behrens, 1975; G10 — *G. zelandica* Wouts, 1984.

Род *Cactodera* Krall et Krall, 1978 (C): C1 — *C. cacti* (Filipjev et Sch. Stekhoven, 1941) Krall et Krall, 1978; C2 — *C. acnidae* (Schuster et Brezina, 1979) Wouts, 1985; C3 — *C. amaranthi* (Stoyanov, 1972) Krall et Krall, 1978; C4 — *C. betulae* (Hirschmann et Riggs, 1969) Krall et Krall, 1978; C5 — *C. eremica* Baldwin et Bell, 1985; C6 — *C. estonica* (Kirjanova et Krall, 1963) Krall et Krall, 1978; C7 — *C. thornei* (Golden et Raski, 1977) Wouts, 1985; C8 — *C. weissii* (Steiner, 1942) Krall et Krall, 1978.

Род *Punctodera* Mulvey et Stone, 1976 (P): P1 — *P. punctata* (Thorne, 1928) Mulvey et Stone, 1976; P2 — *P. chalcensis* Stone, Sosa Moss et Mulvey, 1976; P3 — *P. matadorensis* Mulvey et Stone, 1976.

П р и м е ч а н и е. В список включены только виды гетеродерид с установленными растениями-хозяевами. Звездочкой (*) отмечены виды *Meloidodera floridensis* (M1), *Zelandodera podocarp* (Z1) и *Sarisodera sequoiae* (S2), паразитирующие на голосеменных растениях и по этой причине не помещенные на рис. 3 и 4.

ЛИТЕРАТУРА

Гроссгейм А. А. К вопросу о графическом изображении системы цветковых растений // Советская ботаника, 1945.— Т. 13, вып. 3.— С. 3—27.

Кралль Э., Кралль Х. К вопросу об эволюции паразитических взаимоотношений фитогельминтов семейства гетеродерид с их растениями-хозяевами // Научн. тр. Эстонск. с.-х. акад., 1970.— Т. 70.— С. 152—154.

Кралль Э. Л., Кралль Х. А. Перестройка системы фитонематод семейства Heteroderidae на основе трофической специализации этих паразитов и сопряженной эволюции с растениями-хозяевами // Фитогельминтологические исследования.— М., 1978.— С. 39—56.

Кралль Э. Л., Кралль Х. А. Ревизия фитонематод сем. Heteroderidae (Nematoda, Tylenchida) применением сравнительно-экологического метода анализа изучения их филогении // Принципы и методы изучения взаимоотношений между паразитическими нематодами и растениями.— Тарту, 1979.— С. 16—27.

Кралль Э., Шагалина Л., Иванова Т. Новый род и вид обитающей в пустыне нематоды *Camelodera eremophila* gen. n., sp. n. (Nematoda: Heteroderidae, Ataloderinae) // Изв. АН ЭстССР (биол.), 1988.— Т. 37, № 1.— С. 27—35.

Парамонов А. А. Критический обзор подотряда Tylenchina (Filipjev 1934) (Nematoda: Secernentea) // Тр. Гельминтол. лаб. АН СССР, 1967.— Т. 18.— С. 78—101.

Рысс А. Ю. Корневые паразитические нематоды семейства Pratylenchidae мировой фауны // Л., 1988.— 367 с.

- (Рысс А. Ю., Кралль Э. Л.) *Ryss A., Krall E.* Classification of the superfamilies Tylenchoidea and Hoplolaimoidea with notes on the phylogeny of the suborder Tylenchina (Nematoda) // Изв. АН ЭстССР (биол.), 1981.— Т. 30, вып. 4.— С. 288—298.
- Скарбилович Т. С. К перестройке систематики нематод семейства Anguillulidae Baylis and Daubney, 1926 // Докл. АН СССР, 1947.— Т. 57, вып. 3.— С. 307—308.
- (Скарбилович Т. С.) *Skarbilovich T. S.* On the structure of systematics of nematodes order Tylenchida Thorne, 1949 // Acta parasitologica Polonica, 1959.— Vol. 7, N 4.— P. 11—132.
- Субботин С. А. Типы модифицированных клеток, индуцируемых седентарными фитопаразитическими нематодами отряда Tylenchida в корнях растений // Бюл. Всесоюз. ин-та гельминтол., 1986.— Т. 45.— С. 38—51.
- Тахтаджян А. Л. Система и филогения цветковых растений.— М.—Л., 1966. 611 с.
- Тахтаджян А. Л. Происхождение и расселение цветковых растений. Л., 1970. 146 с.
- Чижов В. Н., Березина Н. В. Строение и эволюция половой системы самок нематод отряда Tylenchida. 2. Первично дидельфные виды // Зоол. журн., 1988.— Т. 67, вып. 4.— С. 485—494.
- Шагалина Л., Кралль Э. Новый род цистообразующих нематод *Ehippiodera* gen. n. и переописание вида *Heterodera turcomanica* Kirjanova et Schagalina, 1965 (Nematoda: Heteroderidae) // Изв. АН ЭССР (биол.), 1981.— Т. 30. № 3.— С. 182—192.
- Andrássy I.* Evolution as a basis for the systematization of nematodes.— Budapest: Akad. Kiadó, 1976.— 288 p.
- Behrens E.* Globodera Skarbilovich, 1959, eine selbständige Gattung in der Unterfamilie Heteroderinae Skarbilovich, 1947 (Nematoda: Heteroderidae) // Vortragstagung zu aktuellen Problemen der Phytonematologie am 29/5/1975 in Rostock. Manuskriptdruck der Vorträge. Rostock, 1975.— S. 12—26.
- Chitwood B. G.* Root-knot nematodes. Part I. A revision of the genus *Meloidogyne* Goeldi, 1887 // Proc. Helminthol. Soc. Wash., 1949.— Vol. 16, N 2.— P. 90—104.
- Chitwood B. G., Chitwood M. B.* An introduction to nematology (revised). Baltimore (Maryland): Monumental Print. Co., 1950.— 213 p.
- Cid del Prado Vera I., Lownsbery B. F., Maggenti A. R.* Rhizonema sequoiae n. gen., n. sp. from coast redwood Sequoia sempervirens (D. Don) Endl. // J. Nematol., 1983.— Vol. 15, N 4.— P. 460—467.
- Cohn E., Kaplan D. T., Esser R. P.* Observations on the mode of parasitism and histopathology of Meloidodera floridensis and Verutus volvingentis (Heteroderidae) // J. Nematol., 1984.— Vol. 16, N 3.— P. 256—264.
- Esser R. P.* Verutus volvingentis n. gen., n. sp. (Heteroderidae: Tylenchida) in Verutinae n. subfam, a phytoparasitic nematode infesting buttonweed in Florida // Proc. Helminthol. Soc. Wash., 1981.— Vol. 48, N2.— P. 220—240.
- Ferris V. R.* Cladistic approaches in the study of soil and plant parasitic nematodes // American Zoologist., 1979.— Vol. 19.— P. 1195—1215.
- Ferris V. R.* Evolution and biogeography of cyst-forming nematodes // Bull. OEPP, 1985.— Vol. 15.— P. 123—129.
- Filipjev I. N., Schuurmans Stekhoven J. H.* A manual of agricultural helminthology. Leiden: E. J. Brill. 1941. 878 p.
- Golden A. M.* Classification of the genera and higher categories of the order Tylenchida (Nematoda) // Plant parasitic nematodes / Ed. B. M. Zuckerman, W. F. Mai. R. A. Rohde. New York: Acad. Press, 1971.— Vol. 1.— P. 191—232.
- Hooper D. J.* Structure and classification of nematodes // Plant Nematology / Ed. J. F. Southey. Ministry of Agriculture, Fisheries and Food. London, 1978.— P. 3—45.
- Husain S. I.* Phylogeny and inter-relationship of the superfamily Heteroderoidea (Skarbilovich, 1947) Golden, 1971 // Geobios, 1976.— Vol. 3.— P. 9—12.
- Luc M., Maggenti A. R., Fortuner R.* A reappraisal of Tylenchina (Nemata). 9. The family Heteroderidae Filip'ev & Schuurmans Stekhoven, 1941 // Rev. Nématol., 1988.— Т. 11, N 2.— P. 159—176.

- Luc M., Taylor D. P., Cadet P.* Description of new tropical Heteroderidae, *Hylonema ivorensis* n. gen., n. sp. and a new outlook of the family Heteroderidae (Nematoda: Tylenchida) // *Rev. Nématol.*, 1978.— T. 1, N 1.— P. 73—86.
- Mulvey R. A., Ebsary B. A.* *Dolichodera fluvialis* n. gen., n. sp. (Nematoda: Heteroderidae) from Quebec // *Canad. J. Zool.*, 1980.— Vol. 58.— P. 1697—1702.
- Mulvey R. H., Stone A. R.* Description of *Punctodera matadorensis* n. gen., n. sp. (Nematoda: Heteroderidae) from Saskatchewan, with lists of species and generic diagnosis of *Globodera* (n. rank), *Heterodera* and *Sarisodera* // *Canad. J. Zool.*, 1976.— Vol. 54, N 5.— P. 772—785.
- Mundo-Ocampo M., Baldwin J. G.* Host-parasite relationships of *Atalodera* spp. (Heteroderidae) // *J. Nematol.*, 1983a.— Vol. 15, N 2.— P. 234—243.
- Mundo-Ocampo M., Baldwin J. G.* Host response to *Sarisodera hydrophila* Wouts and Sher, 1971 // *J. Nematol.*, 1983b.— Vol. 15, N 3.— P. 259—268.
- Mundo-Ocampo M., Baldwin J. G.* Host response to *Meloidodera* spp. (Heteroderidae) // *J. Nematol.*, 1983c.— Vol. 15, N 4.— P. 544—554.
- Robbins R. T.* A new *Ataloderinae* (Nematoda: Heteroderidae), *Thecavermiculatus gracililancea* n. gen., n. sp. // *J. Nematol.*, 1978.— Vol. 10, N 3.— P. 250—254.
- Siddiqi M. R.* Structure of the oesophagus in the classification of the superfamily Tylenchoidea (Nematoda) // *Ind. J. Nematol.*, 1971.— Vol. 1, N 1.— P. 25—43.
- Siddiqi M. R.* The origin and phylogeny of the nematode orders Tylenchida Thorne, 1949 and Aphelenchida n. ord. // *Helminthol. Abstr.*, 1980.— Ser. B.— Vol. 49.— P. 143—170.
- Siddiqi M. R.* Tylenchida: Parasites of plants and insects. Saint Albans: Commonw. Agr. Bur., 1986.— 645 p.
- Stone A. R.* Recent development and some problems in the taxonomy of cyst nematodes, with a classification of the Heteroderoidea // *Nematologica*, 1977.— Vol. 23, N 3.— P. 273—288.
- Stone A. R.* Co-evolution of nematodes and plants // *Symbolae Bot. Upsal.*, 1979.— Vol. 22, N 4.— P. 46—61.
- Stone A. R.* Co-evolution of potato cyst nematodes and their hosts: implications for pathotypes and resistance // *Bull. OEPP*, 1985.— Vol. 15.— P. 131—137.
- Thorne G.* On the classification of the Tylenchida, new order (Nematoda, Phasmidia) // *Proc. Helminthol. Soc. Wash.*, 1949.— Vol. 16, N1.— P. 37—73.
- Wouts W. M.* A revision of the family Heteroderidae (Nematoda: Tylenchoidea). I. The family Heteroderidae and its subfamilies // *Nematologica*, 1973a.— Vol. 18, N 4.— P. 439—446.
- Wouts W. M.* A revision of the family Heteroderidae (Nematoda: Tylenchoidea). II. The subfamily Meloidoderinae // *Nematologica*, 1973b.— Vol. 19, N 2.— P. 218—235.
- Wouts W. M.* A revision of the family Heteroderidae (Nematoda: Tylenchoidea). III. The subfamily Ataloderinae // *Nematologica*, 1973c.— Vol. 19, N 3.— P. 279—284.
- Wouts W. M.* Phylogenetic classification of the family Heteroderidae (Nematoda: Tylenchida) // *Systematic Parasitology*, 1985.— Vol. 7.— P. 295—328.
- Wouts W. M., Sher S. A.* The genera of the subfamily Heteroderinae (Nematoda: Tylenchoidea) with a description of two new genera // *J. Nematol.*— Vol. 3, N2.— P. 129—144.

Summary

A brief history of the systematics of the plant parasitic nematode family Heteroderidae is given and different approaches for establishing phylogenetic relations in this group are reviewed. The phylogenetic classification of heteroderids presented by W. M. Wouts (1985) based on cladistic method of analysis may be regarded as the most promising approach to explain relationships within the group. This classification has been reviewed with respect to the hypothesis of co-evolution of cyst forming heteroderid subfamilies with their host plants as outlined by Krall and Krall (1970, 1978, 1979) and Stone (1979, 1985). In the phylogenetic lines

of Heteroderinae as well as Punctoderinae (Fig. 1), good fitness of the morphological evolution with the regularities in the host specificity with respect to plant groups in accordance with their phylogenetic relations has been established. As to the subfamily Ataloderinae, the genus *Thecavermiculatus* parasitizing Poales (grasses) may not be considered as the most primitive one in this evolutionary line of development from the viewpoint of co-evolutionary relationships, however. As expected, the most primitive phylogenetic lines of heteroderids and especially the subfamilies Meloidoderinae and Cryphoderinae express a great variability in their host-parasite relations. Two species of lower heteroderids, viz. *Meloidodera floridensis* and *Zelandodera podocarpi* are parasitizing on gymnosperms not attacked by representatives of higher groups of this family. We can not explain the single exception from this rule — the parasitism of *Rhizonema* (*Sarisodera*) *sequoiae* of the subfamily Ataloderinae on gymnosperms. It may be caused by secondary passage of rhizonemas from angiosperms to gymnosperms or may be expressed as a result of the paucity of our knowledge on many genera of heteroderids. E. g., the occurrence of the genus *Camelodera* in Soviet Middle Asia is considered as the first record of the subfamily Ataloderinae outside of America. We suppose that such unexpected findings demonstrate that more relict forms of some rare groups of heteroderids might be established further.

On figs. 3 and 4 data are presented on host specificity of various heteroderid species with respect to plant groups in accordance with phylogenetic relations of the orders of angiosperms as outlined by A. A. Grossgeim and A. L. Takhtadjan. The names of orders of plants are partially different on the schemes presented by these botanists. The differences are presented here as follows (the names by A. L. Takhtadjan are in parentheses):

Centrospermae and Cactales (Caryophyllales), Fagales (Fagales and Betulales), Glumiflorae (Poales), Tubiflorae (Scrophulariales and Polemoniales), Contortae (Gentianales), Ligustales (Oleales), Tricoccae (Euphorbiales), Umbelliflorae (Cornales), Rubiales (Dipsacales), Anacardiales (Rutales), Leguminosales (Fabales), Rhoedales (Capparales), Campanulales (Asterales), Ranales (Ranunculales).

С. Н. Кручина, В. Н. Чижов

ФИЛОГЕНИЯ ЭНТОМОПАТОГЕННЫХ НЕМАТОД ПОДОТРЯДА НЕХАТЫЛИНА (TYLENCHIDA, NEMATODA)

S. N. Kruchina, V. N. Chizhov. Phylogeny of the entomoparasitic nematode suborder Hexatylna (Tylenchida, Nematoda)

Система энтомопаразитических нематод подотряда Нехатылина находится еще на стадии формирования. Наиболее значительными работами по классификации этих нематод и эволюции их жизненных циклов являются следующие: Pereira, 1931; Филипьев, 1934; Thorne, 1949; Парамонов, 1970; Jairajpuri, Siddiqi, 1969; Khan, 1969; Poinar, 1975; Суменкова, 1975; Siddiqi, 1980, 1986; Maggenti, 1981; Слободянюк, 1984; Блинова, Коренченко, 1986; Fortuner, Raski, 1987.

Задача настоящей статьи состоит в попытке предложить один из возможных вариантов интерпретации исторического развития Нехатылина. Естественно, для этого необходимо остановиться на обосновании анцестральной для этой группы тиленхид форме. На сегодняшний день не вызывает сомнений гипотеза, согласно которой архи-гексатилины произошли от микохилофагов тиленхоидного типа. Исходя из этого становится понятным, какую широкую адаптивную радиацию испытали предки современных тиленхид при освоении новой трофической ниши — мицелия грибов. В основе этого процесса лежит колоссальное таксономическое и экологическое разнообразие почвенной микофлоры. Эволюция форм с редуцированным метакорпальным бульбусом пищевода происходила главным образом в неотиленхоидно-пауродонтоидной ветви тиленхид. Основные этапы редукции мускулистого с клапаном метакорпального бульбуса у всех тиленхид, в том числе и у гексатилин, без сомнения, связаны со специализацией к микохилофагии и подробно описаны многими авторами. Что касается стеблевидного выроста пищевода у пауродонтид, то Р. Фортунер и Д. Ж. Раски (Fortuner, Raski, 1987) предлагают рассматривать данную структуру как результат налегания лопастей средней кишки на заднюю часть пищевода. При этом у некоторых пауродонтид (*Paurodontus solani*, *P. saxeni*) стеблевидный вырост практически отсутствует, тогда как у других видов (*P. citri*) эта структура достигает длины 15 мкм. Этот процесс морфологического преобразования пищевода связан, по-видимому, со специализацией к микохилофагии.

Архи-гексатилины, исходно микохилофаги, питались на грибах пассивно (Siddiqi, 1980), т. е. содержимое мицелия поступало в пищевод гексатилин за счет высокого тургора внутри гифов и/или за счет капиллярных сил, возникающих в стилете. Такой тип питания делает неэффективным присутствие мускулистого метакорпального бульбуса. Наряду с этим морфологическим перестройкам подвергается и кардиальный отдел пищевода: пищеводные железы формируют лопасти, свободно лежащие в полости тела. Это, в свою очередь, обеспечивает соединение средней кишки уже не с кардиальным отделом пищевода, а с истмусом или даже с метакорпальным отделом. Следовательно, в данном случае происходит процесс прогрессивного увеличения относительной длины средней кишки, что позволяет микохилофагам более эффективно решать функцию всасывания питательных веществ. Таким образом, появление стеблевидного «выроста» пищевода у пауродонтид можно рассматривать как начальные этапы преобразования кардиального отдела типично тиленхоидного пищевода, а неотиленхоидный пищевод *Hexatylus* и *Gymnotylenchus* — как завершение данного процесса, который приводит к тому, что у неотиленхид нервное кольцо, оставаясь топографически «неподвижным», находится на границе пищевода с кишечником или даже кзади от него.

Завершая обзор строения примитивных форм гексатилин микохилофагов, следует отметить, что в основе эволюционного развития данной группы лежали формы со следующими анцестральными признаками: стройное вытянутое тело, головная капсула гексагональной структуры, проток дорсальной железы открывается непосредственно у основания небольшого с головками стилета, а сами пищеводные железы включены в состав кардиального бульбуса; хвост у обоих полов удлинено-нитевидный, бурса у самцов аданальная, самки монодельфные. Формой, совмещающей в своем строении максимальное число таких примитивных для группы характеристик, является жизненная форма *Paurodontus*. Кроме того, представители данного рода еще имеют рудимент задней матки, что, по мнению авторов, также подчеркивает примитивность строения пауродонтусов.

Все вышеуказанные особенности строения примитивных гексатилин указывают на их близость к семейству тиленхид.

Проявление же специализированных признаков в данной группе тиленхид связано с редукцией метакорпального бульбуса пищевода (у некоторых пауродонтид имеется немускулистое вздутие в области метакорпуса), а в дальнейшем — с формированием характерного для данной группы пищевода неотиленхоидного типа.

Неотиленхиды, вероятно, отделившись от общего с пауродонтидами ствола, прошли длительный этап специализации к микохилофагии, чем и объясняется своеобразное строение головной капсулы у этих форм (отметим еще раз, что фитопаразитизм гимнотиленхуса требует доказательств). 12-секторная структура го-

ловной капсулы *Hexatylus* выводится из гексагональной путем образования дополнительных ребер в каждом секторе (Fortuner, Raski, 1987), а октогональная капсула *Gymnotylenchus* — путем расщепления только латеральных секторов исходной структуры. Вероятно, это объясняется особенностями крепления мускулатуры стилета к различным элементам головной капсулы (Shepherd, Clark, Hooper, 1984) и, с другой стороны, может быть связано с особенностями крепления протракторов к основанию стилета, который у гексатилеуса имеет расщепленные головки. Проявление аналогичного процесса наблюдается, по-видимому, и у *Phaenopsitylenchus*, свободноживущие самки которых имеют гексагональное строение головной капсулы, однако каждый ее сектор рассечен по внешнему краю, латеральные губы у них уже остальных и рассечены глубже (Блинова, Коренченко, 1986).

Возникновение энтомопаразитизма в группе гексатилин, вероятно, было обусловлено становлением триады «гексатилины-микохилофаги — энтомофильные грибы — членистоногие». Совместное обитание в определенных биотопах (очаги сапробиотического распада, ходы насекомых в разлагающейся древесине и т. д. обеспечивали возможность относительно длительного контакта членистоногих и нематод, питающихся на энтомофильных грибах. Наличие универсального перфорирующего органа — стилета — обеспечило возможность случайного перкутанного проникновения нематод в полость тела членистоногого. Вероятнее всего, на этом этапе развития отношений между нематодами и насекомыми устанавливается факультативный паразитизм, при котором «...животное нормально живет в свободном состоянии, но при случайном попадании на подходящего хозяина непосредственно переходит к паразитизму. Следовательно, в жизненном цикле таких животных стадия паразитизма является необязательной». (Догель, 1962).

Закрепление же такой биологической особенности в жизненном цикле гексатилин привело к появлению чередования свободноживущего поколения микохилофагов и энтомопаразитической генерации (рис., 2). При таком цикле паразита не происходит завершеного развития энтомопаразитического поколения в гемоцеле хозяина. Данный тип взаимоотношений в системе «паразит—хозяин» Догель относит к периодическому паразитизму, при котором паразит проводит известную часть жизни вне связи с хозяином и «...паразитизм является обязательным образом жизни не для каждого поколения, а через поколение» (Догель, 1962). В связи с этим следует указать на своевременность выделения в отдельную группу гексатилин именно с таким циклом развития (см. рис., 2). Существование гексатилин семейства *Phaenopsitylenchidae* (Блинова, Коренченко, 1986) доказывает родство микохилофагов с неотиленхоидными чертами строения и энтомопаразитических форм данного подотряда. Становление циклов, различающихся по способам размножения (гетерогония у *Phaenopsitylenchus*, либо

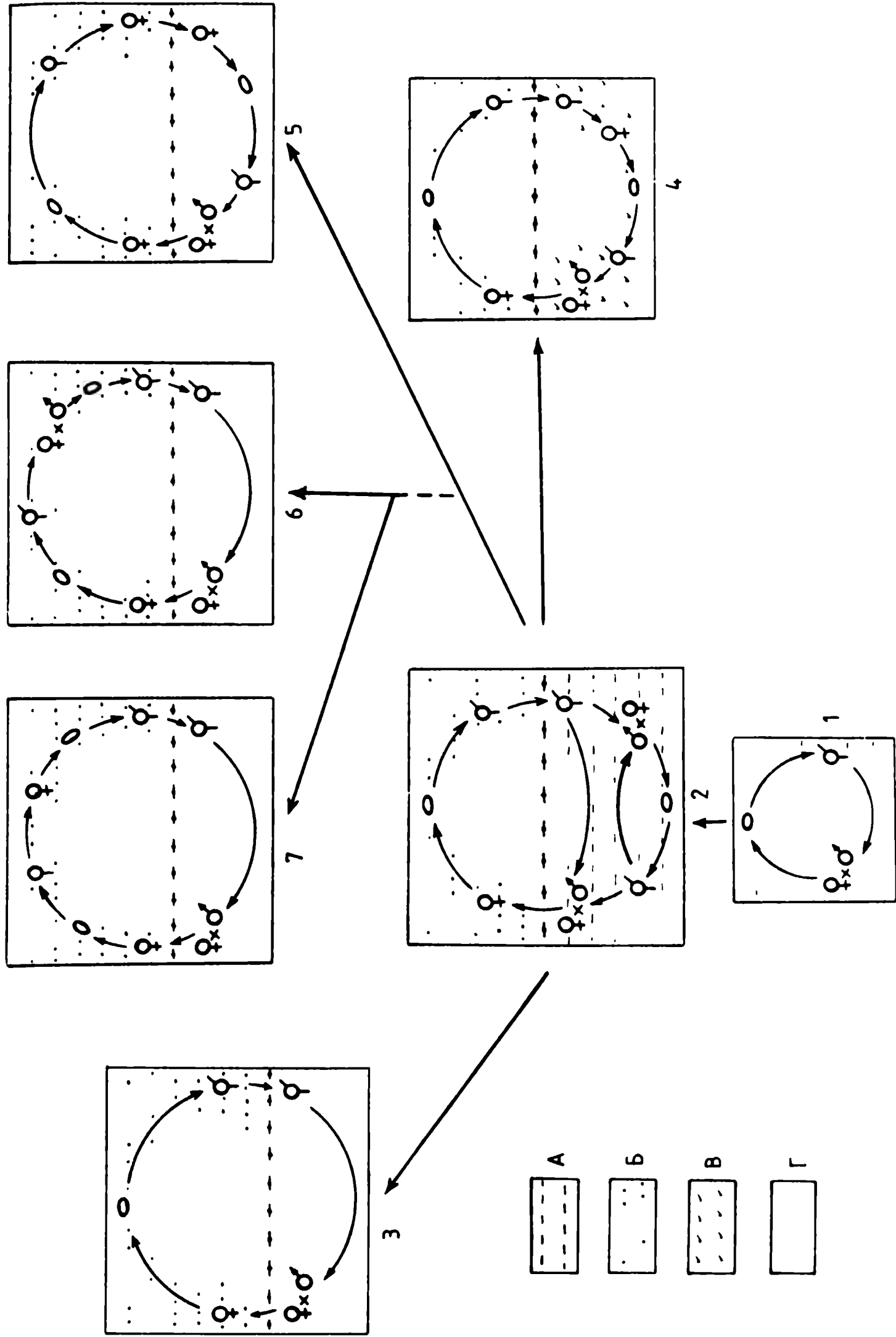


Схема возможных филогенетических отношений в подотряде Hexatyulina

1 — Neotylenchidae, Paurodontidae; 2 — Phaenopsitylenchidae; 3 — Sphaerulariidae, Allantonematidae; 4 — Fergusobiidae; 5 — Heteromorphotylenchidae; 6 — Parasitylenchidae; 7 — Heterotylenchidae, Iotonchidae

Питание нематод в процессе жизненного цикла: А — на мицелии гриба; Б — в организме членистоногого-хозяина; В — в зеленом растении; Г — не питаются

Scheme of possible phylogenetic relations in the suborder Hexatyulina

1 — Neotylenchidae, Paurodontidae; 2 — Phaenopsitylenchidae; 3 — Sphaerulariidae, Allantonematidae; 4 — Fergusobiidae; 5 — Heteromorphotylenchidae; 6 — Parasitylenchidae; 7 — Heterotylenchidae, Iotonchidae

Feeding during the nematode life cycle: А — on mycelium of fungus; Б — in Arthropoda host; В — in green plant; Г — without feeding

чередование двух гетеросексуальных поколений у *Beddingia*) следует рассматривать, по-видимому, как независимое.

Весьма сходный тип развития имеют представители семейства *Fergusobiidae* (см. рис., 4). Так же, как и в предыдущем случае, в гемоцеле хозяина (минирующих мух семейства *Agromyzidae*) не происходит завершеного развития паразитической генерации: личинки, отродившиеся из яиц, отложенных паразитической самкой, покидают организм членистоногого в момент откладки яиц хозяином. Они же и дают начало фитопаразитической генерации фергузобиид. Весьма своеобразные условия, в которых развивается это поколение паразита — внутри галла на генеративных органах эвкалипта, обуславливают своеобразное строение фитопаразитических стадий: все они, включая личинок и самцов, имеют утолщенную форму тела, при этом тело партеногенетической свободноживущей и инвазионной паразитической самок изогнуто вентральной стороной наружу. По-видимому, с тенденцией на формирование утолщенной формы тела коррелятивно связано формирование широкого прокорпуса и метакорпального отдела пищевода у этих гексатилин. Своеобразие среды обитания личиночных стадий хозяина определяет становление фитопаразитизма у генерации, развивающейся во внешней среде. При этом все специфические особенности строения данных стадий, такие как слившиеся губы, хорошо развитый головчатый стилет, клапанообразная структура в области метакорпуса и сильно развитые пищеводные железы — следствие перехода свободноживущего поколения к питанию клетками растительной ткани внутри галла. Тем не менее особенности строения пищеводных желез, длинные лопасти которых свободно лежат в полости тела, окружая переднюю часть кишечника и положение границы пищевод/кишечник кпереди от нервного кольца, указывают на близкое родство фергузобиид с неотиленхоидной группой гексатилин, что, по-видимому, и дало основание Сиддики поместить первых в семейство *Neotylenchidae* (Siddiqi, 1986).

Таким образом, фергузобиид можно рассматривать как уклонившуюся в своем развитии группу, близкую к группе энтомопаразитов, с чередованием свободноживущей генерации микохилофагов и энтомопаразитической, внутри организма членистоногого хозяина. Особенности строения фергузобиид вызваны весьма специфическими условиями, в которых обитают преимагинальные стадии их хозяев.

Дальнейшее историческое развитие энтомопаразитизма у гексатилин связано с редукцией свободноживущего поколения микотилин или фитофагов и становлением постоянного паразитизма. Так, развитие гексатилин, свойственное представителям семейств *Sphaerulariidae* и *Allantonematidae* (согласно Siddiqi, 1986), представляется несомненно связанным с исчезновением в жизненном цикле свободноживущей генерации (см. рис., 3). Необходимо отметить, что у рода *Prothalonema* семейства сферуляриид еще сохраняется

более примитивный цикл развития с чередованием паразитического и свободноживущего поколений (см. рис., 2). Наибольший интерес в этом случае представляет строение свободноживущих стадий проталонем, которые имеют стройное вытянутое тело; развитые структуры бокового поля и дейридов; лабиальное положение амфид; гладкую, слегка отделенную от контуров тела головную капсулу гекса- или октогональной структуры; немускулистое вздутие в области метакорпуса, куда открываются протоки субвентральных желез; наличие истмуса, окруженного нервным кольцом и базального бульбуса, который имеет небольшое вдавление в кишечник; осевое положение сперматеки у самок, для которых также отмечен рудимент задней половой трубки, а для самцов — присутствие бурсы; хвост у обоих полов удлинённый до нитевидного. Все перечисленные морфологические черты свободноживущей генерации проталонем указывают на близость сферуляриид к пауродонтидам. Вероятно, отделение сферуляриид от общего ствола с пауродонтидами произошло филетически весьма рано; на это указывают особенности строения паразитических генераций гексатилин, главным образом самцов и инвазионных самок. Они, как и свободноживущее поколение проталонем, имеют вытянутый истмус, окруженный нервным кольцом; у некоторых сферуляриид пищеводные железы оформлены в цилиндрический бульбус, у других представлены в различной степени развитыми лопастями, у некоторых видов присутствует рулек и субтерминальная / или пелодерная бурса; хвост у обоих полов чаще всего субцилиндрический.

Несомненно, близко к сферуляриидам семейство Allantonematidae, также имеющее простой, без чередования поколений, жизненный цикл (см. рис., 3). Наиболее примитивное строение в этом семействе характерно для рода *Proparasitylenchus*, у которого все стадии развития имеют головчатый стилет; у инвазионных самок присутствует рудимент задней матки, у самцов — рулек и хорошо развитые бурсальные крылья; тело паразитических самок этого рода цилиндрическое, слегка подвижное, с явственным анусом; при этом они являются яйцекладущими.

Дальнейшее эволюционное развитие сферуляриид и аллантонематид связано с формированием различных морфологических адаптаций в связи с проблемой осмотического питания в гемоцеле хозяина. У аллантонематид питание осуществляется всей поверхностью тела, чему способствует утолщенная форма тела и многочисленные структурные преобразования кутикулы и гиподермы (см., например, Riding, 1970). У представителей семейства сферуляриид эта проблема решена принципиально иным путем, т. е. выворачиванием части или всей половой трубки паразитической самки, уже проникшей в гемоцель хозяина. Думается, наличие такой уникальной трофической структуры указывает на несомненное родство всех трех описанных на сегодняшний день родов: *Sphaerularia*, *Prothalonema* и *Tripus*.

Высокий потенциал размножения паразитических самок двух отмеченных выше семейств позволяет им обходиться без дополнительной генерации в организме хозяина (Слободянюк, 1984). Следует отметить, что проявляющаяся в данной группе криогамия — осеменение неполовозрелых самок и живорождение — весьма специализированные признаки, их следует рассматривать как тенденцию к синхронизации жизненных циклов гексатилин и их хозяев.

Всех представителей гексатилин, имеющих завершённый цикл развития в членистоногом-хозяине при чередовании двух энтомопаразитических поколений, Сиддики объединил в надсемейство *Iotonchioidea* (Siddiqi, 1986). Особенности строения иотонхиоидей свидетельствуют о высокой степени специализации данной группы гексатилин: обычен половой диморфизм в переднем конце тела у различных стадий развития: головная область самцов 3-, 4-лопастная, часто ассиметричная; стилет у них либо сильно редуцирован, либо отсутствует. Строение пищевода (к сожалению, хорошо изученное не у всех форм) также весьма специализировано — отсутствуют выраженные его отделы, проявляется тенденция к редукции задних его отделов. Нервное кольцо при такой структуре, по-видимому, должно окружать переднюю часть кишечника.

Циклы развития иотонхиоидей также можно рассматривать как весьма специализированные; чередование гетеросексуального и партеногенетического паразитических поколений свойственно родам *Psyllotylenchus*, *Paragletylenchus* и *Heterotylenchus* (см. рис., 7), при котором самки дважды размножаются в гемоцеле членистоногого-хозяина. Сиддики предлагает объединить данные 3 рода в подсемейство *Heterotylenchinae* семейства *Parasitylenchidae*. Жизненный цикл рода *Heteromorphotylenchus* (см. рис., 5) отличается от предыдущего тем, что организм хозяина покидает не потомство партеногенетической самки, а сама половозрелая особь. Самка, находясь во внешней среде, не питается, используя запасенные питательные вещества для обеспечения развития нового поколения. Данный жизненный цикл весьма близок к описанному выше и, вероятно, может рассматриваться как один из первоначальных этапов становления чередующихся энтомопаразитических поколений у гексатилин. Можно обсуждать необходимость выделения рода *Heteromorphotylenchus* в отдельное подсемейство на основании лишь особенностей биологии (Siddiqi, 1986), однако нам кажется необходимым подчеркнуть более примитивный жизненный цикл гетероморфотиленхуса с длительным нахождением в среде непитающейся самки партеногенетического поколения.

Вероятно, такой же смысл имеет выделение рода *Parasitylenchus* в отдельное подсемейство (Siddiqi, 1986), поскольку это — пока единственное упоминание для гексатилин, когда развитие и копуляция гетеросексуального поколения происходит в полости тела членистоногого (см. рис., 6).

Необходимо отметить, что большое количество специализированных признаков паразитиленхид не позволяет провести доста-

точно тщательный сравнительно-морфологический анализ, а не специализированные признаки в этой группе весьма сходны у различных родов. Вероятно, для данной группы должны быть разработаны морфологические критерии, принципиально отличные от таковых свободноживущих стадий. Тем не менее следует подчеркнуть, что наиболее примитивные признаки строения сохраняют представители рода *Heterotylenchus*, у которого все половозрелые стадии имеют развитый головчатый стилет, у инвазионных самок гетеросексуального поколения проток дорсальной железы открывается недалеко от основания стилета, хвост у обоих полов этого же поколения удлинненно-конический, а у самок, уже проникших в организм хозяина, сохраняется вытянуто-цилиндрическая форма тела; последние размножаются откладкой яиц. Все эти признаки указывают на несомненное родство паразитиленхид с энтомопаразитами, имеющими менее специализированные циклы развития и более примитивные признаки строения, поэтому паразитиленхид можно рассматривать как наиболее специализированные формы энтомопаразитов у гексатилин как по морфологическим особенностям, так и по сложности жизненных циклов.

Авторам представляется не вполне ясным положение в системе гексатилин семейства Iotonchidae. Весьма своеобразное строение иотонхид: длинный, лишенный головок стилет, сдвинутое в область метакорпуса отверстие протока дорсальной железы, меняющееся в процессе онтогенеза строение переднего конца тела от уплощенного дорсо-вентрально с подвижными лопастями до радиально-симметричного, уникальная для тиленхид L-образная форма спикул — все эти признаки дают основание рассматривать данное семейство как сильно специализированную группу, а присутствие таких примитивных характеристик, как явственные дейриды, нитевидный хвост и аданальная бурса, указывают на то, что иотонхиды филогенетически рано отделились от общего ствола гексатилин с чередованием энтомопаразитических поколений (см. рис., 7).

В заключение авторы предлагают свой вариант системы гексатилин:

Подотряд Hextylyna Siddiqi, 1980

Надсемейство Neotylenchoidae Thorne, 1941. (Jairajpuri et Siddiqi, 1969)

Семейство Neotylenchidae Thorne 1941

Семейство Paurodontidae Thorne, 1941 (Massey, 1967)

Надсемейство Sphaerularioidea Lubbock, 1861 (Poinar, 1975)

Семейство Sphaerulariidae Lubbock, 1861 (Skarbilovich, 1947)

Семейство Allantonematidae Pereira, 1931 (Chitwood et Chitwood, 1937)

Семейство Fergusobiidae Goodey, 1963

Семейство Phaenopsitylenchidae Blinova et Korenchenko, 1986

Надсемейство Iotonchioidea Goodey, 1953 (Siddiqi, 1986)
Семейство Iotonchidae Goodey, 1953 (Skarbilovich, 1959)
Семейство Parasytylenchidae Siddiqi, 1986

ЛИТЕРАТУРА

- Блинова С. Л., Коренченко Е. А. *Phaenopsitylenchus laricis* gen. et sp. n. (Nematoda: Phaenopsitylenchidae fam. n.) — паразит лиственничной златки и замечания по таксономии нематод надсемейства Sphaerularioidea // Вопросы биоценологии гельминтов.— М., 1986.— С. 14—22. (Тр. Гельминтол. лаб. АН СССР, т. 34).
- Догель В. А. Общая паразитология.— Л., 1962.— 464 с.
- Парамонов А. А. Основы фитогельминтологии.— М., 1970.— Т. 3.— 255 с.
- Слободянюк О. В. Энтомопатогенные нематоды двукрылых. Отряд Tylenchida.— М., 1984.— 197 с.
- Суменкова Н. И. Нематоды растений и почвы. Neotylenchoidea.— М., 1975.— 197 с.
- Филиппев И. Н. Нематоды вредные и полезные в сельском хозяйстве.— М. Л., 1934.— 440 с.
- Fortuner R., Raski D. J. A review of Neotylenchoidea Thorne, 1941 (Nemata: Tylenchida) // Rev. Nematol., 1987.— Vol. 10.— P. 257—267.
- Jairajpuri M. S., Siddiqi M. R. *Paurodontoides* n. gen. (Paurodontidae) with an outline classification of Neotylenchoidea n. rank // Nematologica, 1969.— Vol. 15.— P. 287—288.
- Khan E. On the classification of Tylenchoidea // All India Nematol. Symp. New Delhi., 1969.— P. 26.
- Maggenti A. R. General nematology.— New York: Springer-Verlag, 1981.— 372 p.
- Pereira C. *Myenchus botelhoi* n. sp. Curioso nematode parasito de *Limnobdella brasiliensis* Pinto (Hirudinea) // Thesis Fac. Med: Sao Paulo, 1931.— P. 1—32
- Poinar G. O. Entomogenous nematodes. A manual and host list of insect — nematode associations.— Leiden: E. J. Brill., 1975.— 317 p.
- Riding R. L. Microvilli on the outside of a nematode // J. Parasitol., 1970.— Vol. 56.— P. 463.
- Sheperd A. M., Clark S. A., Hooper D. J. *Hexatylus viviparus* (Nematoda, Hexatylinina): head skeleton morphology and comparison of head symmetry with that of *Ditylenchus dipsaci* (Tylenchina) // Rev. Nematol., 1986.— Vol. 6.— P. 275—283.
- Siddiqi M. R. The origin and phylogeny of the Nematode orders Tylenchida Thorne, 1949 and Aphelenchida n. ord. // Helminthol. Abstract. Seria B, 1980.— Vol. 49.— P. 143—170.
- Siddiqi M. R. Tylenchida: parasites of plants and insects.— Sent Albans: Commonw. Agr. Bur., 1986.— 645 p.
- Thorne G. On the classification of the Tylenchida, new order (Nematoda: Phasmidia) // Proc. Helminthol. Soc. Wash., 1949.— Vol. 16.— P. 37—73.

S u m m a r y

Mycophagous Paurodontidae — Neotylenchidae are considered as most primitive taxons of Hexatylinina. The connection of mycophagous nematodes with entomophilic fungi led to an alternation of 2 generations: the entomoparasitic generation and the mycophagous or the phytophagous generation (fam. Phaenopsitylenchidae and fam. Fergusobiidae). The life cycle without generations alternation (fam. Allantonematidae and most of the fam. Sphaerulariidae) arose as a result of the free-living generation disappearance. The complication of the life cycle led to the alternation of 2 entomoparasitic generations (superfam. Iotonchoidea).

Э. М. Дроздовский

**О ДЕЛЕНИИ КЛАССА НЕМАТОДА НА ПОДКЛАССЫ
И О ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ СВЯЗЯХ
МЕЖДУ НЕКОТОРЫМИ ГРУППАМИ
ХРОМАДОРИЙНОЙ ВЕТВИ НЕМАТОД**

E. M. Drozdovsky. On the classification of the class Nematoda to the subclasses level and on the phylogenetic relations between some Nematoda taxons belonging to the Chromadoria line of evolution

Хотя многие зарубежные систематики рассматривают Nematoda как тип, отечественные авторы единодушно придают нематодам ранг класса. Соответственно в наиболее широко принятом в настоящее время подразделении Nematoda на Adenophorea и Secernentea этим группам придается ранг либо классов внутри типа, либо подклассов внутри класса.

В последние годы все более оживленно обсуждается обоснованность и достаточность такого деления нематод. Ранее Пирс (Pearse, 1942; по Chitwood, 1958) разделил нематод на 4 подкласса: Eupolia, Chromadoria, Rhabditia, Spiruria. Деление Adenophorea на Eupolia и Chromadoria, хорошо согласующееся с различиями в организации этих форм, в дальнейшем получило широкое признание. Мэженти (Maggenti, 1970), рассматривающий нематод как тип, считает желательной разработку такой классификации, которая сочетала бы «лучшие качества классификаций Филиппева, Читвудов и Пирса, т. е. организацию Филиппева, классы Читвудов и подклассы Пирса». Недавно он принял деление на подклассы и Secernentea, добавив к пирсовским свой подкласс Diplogasteria (Maggenti et al., 1987). Однако принятие этих подклассов ничего по существу не изменило в основном подразделении нематод на Adenophorea и Secernentea. В системе, рассматривающей Nematoda в ранге класса, подклассы Мэженти превращаются в группы на уровне надотрядов. В итоге намечавшееся в его более ранней системе (Maggenti, 1976) отделение эноплий от хромадорий и сближение последних с сецернентами как бы «смазалось».

Более решительный шаг сделал Андраши (Andrassy, 1976), разделив нематод на 3 подкласса: Penetrantia (равноценный Eupolia Pearse), Torquentia (равноценный Chromadoria Pearse) и Secernentia (соответствующий Secernentea). Принципиально такое же деление было предложено Малаховым с соавторами

(1982) и Инглисом (Inglis, 1983), но в их системах использованы названия подклассов, предложенные Пирсом: Enoptia, Chromadogia, Rhabditia (у Инглиса — классы Enoptea, Chromadorea, Rhabditea). Эти системы интересны тем, что в них выражен отказ от деления нематод на Adenophorea и Secernentea как таксономически неверного, поскольку нельзя противопоставлять друг другу как равные таксон, включающий две филогенетически разнородные группы (Adenophorea) и таксон, представленный филогенетически единой группой (Secernentea). Однако если Андраши рассматривает Penetrantia, Torquentia и Secernentia как три независимые линии эволюции нематод, авторы другой системы (Малахов и др., 1982; Малахов, 1985) признают в эволюции нематод две филогенетические линии, одна из которых «дает начало нематодам подкласса Enoptia, другая — нематодам подклассов Chromadogia, Rhabditia» (Малахов, 1985, с. 148). Инглис считает, что если и разделять нематод на 2 подкласса, то только на 1) Enoptea и 2) Chromadorea + Rhabditea.

Существование трех самостоятельных линий в эволюции нематод очень трудно доказать, тогда как две выявляются вполне отчетливо. Действительно, принципиальные отличия эноптий от хромадорий и от сцернентов уже хорошо показаны рядом авторов (см., например De Coninck, 1965; Maggenti, 1970), доказательство же различий между хромадориями и сцернентами (=фазмидиевыми=сецернентиями=рабдитиями) оказывается невозможным без определенных натяжек и слишком широких обобщений. Так, Андраши (Andrassy, 1976: tabl. 3) в своей книге, сравнивая Phasmidia с Chromadorida *sensu lato* и Enoptida *sensu lato* по 24 признакам, указывает как константные, т. е. обязательно имеющиеся у таксона для Phasmidia — 21, для Chromadorida — 16 признаков. Судя по цитируемой таблице, насчитывается 7 константных признаков, дифференцирующих фазмидиевых и хромадорий: головные щетинки отсутствуют / присутствуют; соматические щетинки отсутствуют / присутствуют; амфиды на губах, поровидные / позади губ, спиральные; дейриды присутствуют / отсутствуют; экскреторный орган Н-типа / простой; фазмиды отсутствуют / присутствуют; каудальные железы отсутствуют / присутствуют.

Частичный анализ подобных дифференцирующих константных признаков уже дан (Дроздовский, 1981). Сделать более детальный анализ не позволяет объем статьи. Среди наиболее интересных проблем целесообразно остановиться на оценке таксономического положения тератоцефалид. Де Конинк (De Coninck, 1965) относит эту группу (у него Teratocephalidae Andrassy, 1958) к Chromadogia (=Torquentia Andrassy). Андраши (Andrassy, 1976), считая эту группу стоящей между Torquentia и Secernentia, все же рассматривает ее в составе Rhabditida (Secernentia=Secernentea=Phasmidia). Оба настолько же правы, насколько и неправы. Природа как бы «специально создала» тератоцефалид, чтобы выбить почву из под ног сторонников деления нематод хромадорийной линии

на 2 подкласса, соединив переднюю часть тела представителя одного из этих подклассов с задней частью тела представителя другого подкласса. Так, у *Euteratocephalus* Andrassy, 1958 амфиды крупные, спиральные, имеются головные щетинки (*Torquentia* = *Chromadorida sensu lato*!), и в то же время имеются фазмиды (*Secernentia* = *Secernentea* = *Phasmidia*!). У *Teratocephalus* de Man, 1876, напротив, передняя часть тела скорее может быть отнесена к *Phasmidia*, задняя же — к *Aphasmidia*. Если судить по признаку отсутствия фазмид, то к афазмидиевым (т. е. либо к *Penetrantia*, либо к *Torquentia*) следует отнести и все надсемейство *Neotylenchoidea* в объеме, принимаемом Андраши (1976), более того — весь подотряд *Hexatylinea sensu Siddiqi*, 1986, включающий *Neotylenchoidea*, *Anquinoidea*, *Iotonchioidea*, *Sphaerularioidea*. Сюда же следовало бы отнести и ряд других *Tylenchida*, например, *Aphasmatylenchus* (*Hoplolaimidae*).

Губные щетинки, «обязательные» для *Chromadorida sensu lato*, отсутствуют у многих плектид, а у рабдолаймин нет ни губных, ни головных щетинок. Кроме того, у рабдолаймин и амфиды не крупные, спиральные, а маленькие, поровидные. На этом основании их определенно следовало бы отнести к *Secernentea*.

Если говорить не только о дифференцирующих, а вообще о «константных» признаках, можно заметить, в частности, что рулек, «обязательный», согласно Андраши, и для фазмидиевых, и для хромадорид *sensu lato*, отсутствует у многих афеленхоидид, а также у некоторых хромадорид (например, у *Bastiania*), у *Nothanguina* и др.

Каждый, кто продолжит этот анализ, убедится, что все без исключения признаки, используемые для разграничения хромадорий и сецернентов, не позволяют разделить эти группы. Напротив, он убедится только в том, что эти группы неразрывно связаны друг с другом и составляют единое целое. Но если хромадории и сецерненты составляют единое целое, то должен быть хотя бы один признак, общий для всего этого целого. В действительности таких признаков в настоящее время можно указать два: 1) «хромадоридно-сецернентный» (хромадорийный) тип организации пищеводных желез и их выводных протоков; 2) «хромадоридно-сецернентный» (хромадорийный) характер распределения зачатков основных органов и систем между бластомерами дробящегося яйца, в первую очередь — локализация зачатка энтодермы не в переднем, как у эноплий, а в заднем бластомере двуклеточной стадии дробления.

То, что первый признак является общим для хромадорий и сецернентов и отличает их от эноплий, хорошо известно уже давно (см., например, Chitwood Chitwood, 1950; De Coninck, 1965), но значимость его не была оценена в полной мере. Второй признак выявлен недавно и пока большинством специалистов не принимается во внимание. Это вполне понятно, поскольку до последнего времени имелось очень мало данных об особенностях дробления

**Организация эзофагеального железистого аппарата
и локализация зачатка энтодермы в первых двух бластомерах
дробящегося яйца у нематод разных отрядов**

Таксономическая группа (перечень отрядов по Maggenti, 1976; Siddiqi, 1980; Малахову, 1985)	Строение эзофагеального железистого аппарата	Локализация зачатка энтодермы	
		бластомер, содержащий зачаток энтодермы	источник сведений

ENOPLIA

Diectophymida	Эноплидное	Передний	Малахов, Спиридонов, 1983
Trichocephalida	—»—	—»—	Малахов, Ромашов, Спиридонов, 1984
Mermitida	—»—	—»—	Малахов, Спиридонов, 1981
Dorylaimida	—»—	—»—	Дроздовский, 1975
Mononchida	—»—	—»—	Дроздовский, 1969
Marimermitida	?	?	—
Enoplida	Эноплидное	Передний	Дроздовский, 1977, 1978

CHROMADORIA

Desmoscolecida	Эноплидное	?	—
Monhysterida			
Linchomoeidae	—»—	?	—
Monhysteridae	Хромадоридное	Задний	Малахов, 1981
Chromadorida	—»—	—»—	Малахов, 1981, 1981a; Милютина, 1981
Desmodorida	—»—	—»—	Малахов, 1981, 1981a; Милютина, 1981
Araeolaimida	?	?	—
Plectida	Хромадоридное	Задний	Дроздовский, 1977, 1978
Teratocephalida	?	?	—
Cephalobida	Хромадоридное	Задний	Бадалходжаев, 1969; Дроздовский, 1978
Oxyirida	—»—	—»—	Спиридонов, 1983
Rhabditida	—»—	—»—	Ziegler, 1895; Бадалходжаев Дроздовский, 1978
Diplogasterida	?	?	—
Tylenchida	Хромадоридное	Задний	Strassen, 1859; Дроздовский, 1967, 1968, 1978; Бадалходжаев, 1970, 1971
Aphelenchida	—»—	—»—	Дроздовский, 1967, 1968, 1978
Ascaridida	—»—	—»—	Boveri, Zur Strassen, Muller (по Nigon, 1965)
Spirurida	—»—	—»—	Martini, 1903
Strogylida	—»—	—»—	Spemann, 1895

яйца у нематод, относимых к разным подклассам. Сейчас таких данных накопилось уже достаточно, чтобы охарактеризовать большинство отрядов (см. табл.). Как видно из таблицы, для изученных в этом отношении групп имеется практически 100%-ная корреляция между принадлежностью нематод к той или иной филогенетической ветви, характером организации эзофагеального железистого аппарата и локализацией зачатка энтодермы в яйце.

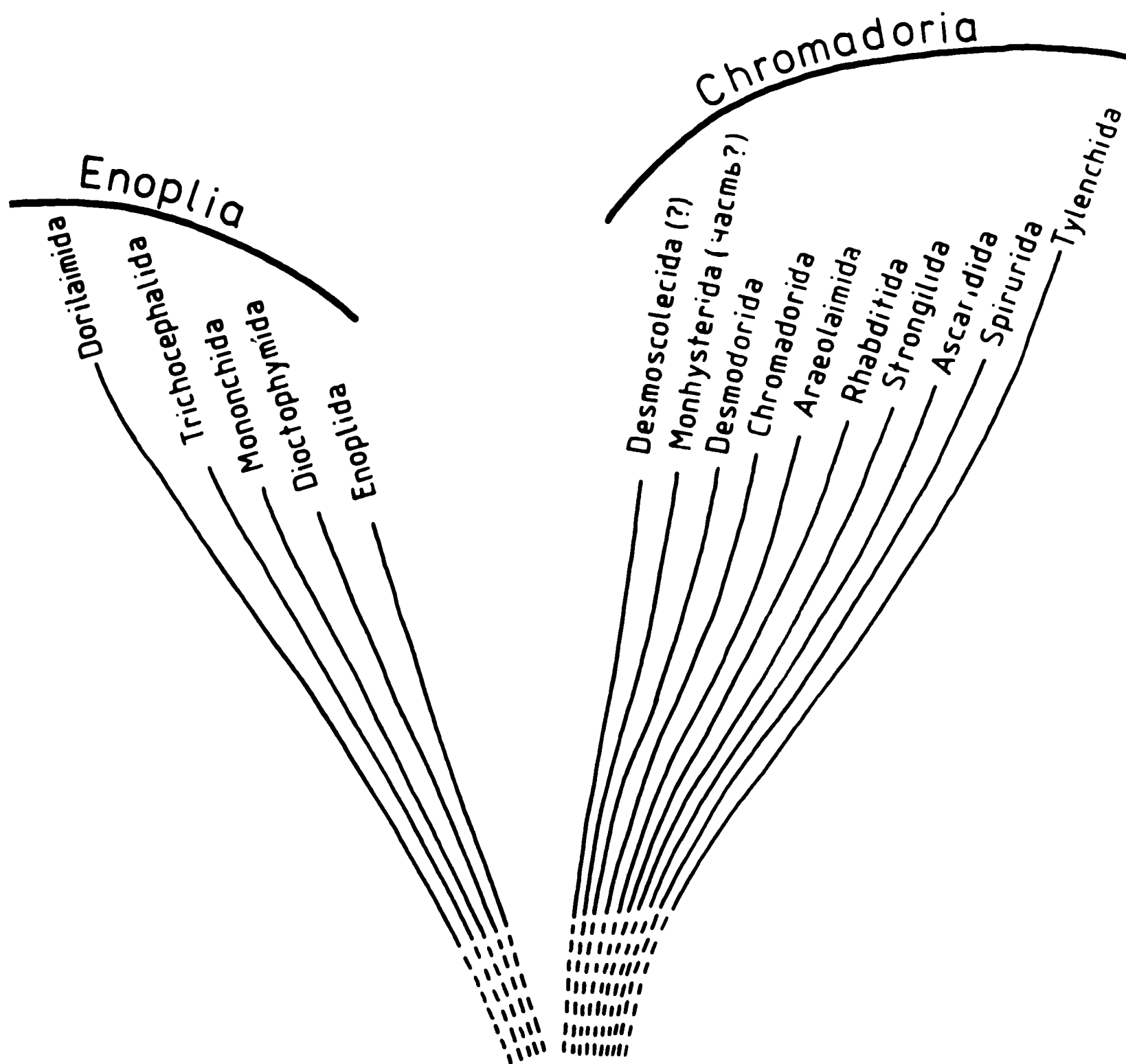


Рис. 1. Филогенетическая схема класса Nematoda

Fig. 1. Phylogenetic scheme of the class Nematoda

В сочетании с другими признаками и с учетом существования промежуточных форм, переходных между хромадориями и сецернентами (плектиды, хромадорида, тератоцефалиды и др.), это позволяет сделать однозначный вывод, что хромадории и сецерненты представляют собой филогенетически единый эволюционный ствол в классе Nematoda. Разделение этого ствола на «нижнюю» (Chromadoria sensu Pearse, 1942 или Torquentia) и «верхнюю» (Phasmidia=Secernentea=Secernentia=Rhabditia sensu Малахов и др., 1982) является искусственным и должно быть отвергнуто. Другой ствол эволюционного развития нематод образуют эноплии.

Таким образом, класс Nematoda должен быть разделен не на три, а на два подкласса, но не в «горизонтальном» направлении, т. е. на Adenophorea и Secernentea или Aphasmidia и Phasmidia, а в «вертикальном», т. е. на параллельно развивающиеся эноплийный и хромадорийный стволы (рис. 1), для которых автором

настоящей статьи были ранее предложены названия *Enoplia* Pearse, 1942 и *Chromadoria* (Pearse, 1942) emended Drozdovsky, 1977 (Дроздовский, 1977, 1978, 1981). Подклассы Пирса, Мэженти, Инглиса в том объеме, как их понимают эти авторы, могут сохранять ранг подклассов только в системах, рассматривающих нематод как тип. В системах, где нематоды рассматриваются как класс, эти подклассы принимают, соответственно, ранг надотряда и должны носить другое окончание, которым могло бы стать устаревшее в настоящее время окончание названий отрядов *-ata*. Таким образом, в подклассе *Chromadoria* класса *Nematoda* могли бы быть выделены надотряды *Chromadorata*, *Rhabditata*, *Diplogasterata*, *Tylenchata*, *Spirurata*.

В настоящее время главной проблемой в разделении нематод на две филогенетические ветви является трудность достаточно четкого выявления границы между *Enoplia* и *Chromadoria*. Проблема эта возникает потому, что среди представителей некоторых групп, традиционно относимых к хромадориям, найдены таксоны, обладающие строением эзофагеального железистого аппарата, характерным для эноплий. Декремер (Decreemer, 1976) обнаружила эноплийное устройство железистого аппарата пищевода у десмосколецид (*Quadricomoides*; *Desmoscolecinae*), Риман (Riemann, 1977) — у монхистерид из сем. *Linhomoeidae*. Напомнив, что ранее подобный факт был отмечен Штрассеном для *Siphonolaimus*, Риман, опираясь на мнение Филиппева о тесной близости этих форм, предложил объединить линхомеид и сифонолаймид в надсем. *Siphonolaimoidea*, противопоставив ему *Monhysteroidea*. Риман считает, что сифонолаймоидеи вообще должны быть отделены от *Monhysterida*. По его мнению, сифонолаймоидеи следовало бы даже перевести из *Chromadoria* в *Enoplia*, но этому препятствует эноплийное расположение протоков пищеводных желез у *Desmoscolecida*.

Существование таких форм, как сифонолаймоидеи (*Linhomoeidae* и *Siphonolaimus*) и десмосколециды представляет чрезвычайно большой интерес. Относительно их филогенетических связей с другими таксонами и их места в общей системе нематод могут быть построены по крайней мере две гипотезы. Во-первых, можно предположить, что, принадлежа к числу наиболее примитивных в своем подклассе, они являются как бы промежуточными между эноплиями и хромадориями и сохранили некоторые признаки древних форм, стоявших у начала расхождения двух ветвей *Nematoda*.

Во-вторых, вполне вероятно, что формы, относимые к хромадориям, но обладающие строением эзофагеальных желез, характерным для эноплий, в действительности и являются эноплиями. В подтверждение такой точки зрения можно сослаться на мнение Мэженти (Maggenti, 1970), что система *Chromadoria* нуждается в тщательном исследовании и что среди *Monhysterida* имеются формы, которые обладают признаками, считающимися характер-

ными для эноплий (например, гладкая кутикула без боковых полей и др.).

Однако на основе только морфологического анализа очень трудно сделать определенный вывод о принадлежности десмосколецид и линхомеид к тому или иному подклассу. Чрезвычайно важную роль здесь могло бы сыграть изучение эмбриогенеза этих групп. Если вероятно предположение о том, что десмосколециды и линхомеиды являются хромадориями, сохранившими от общего с эноплиями предка эноплидный тип системы эзофагеальных желез, то их эмбриональное развитие должно либо также проходить по общему для хромадорий типу (зачаток энтодермы на стадии двух бластомеров должен локализоваться в заднем бластомере яйца), либо иметь характер промежуточного (возможно, что у таких форм зачаток энтодермы может оказаться распределенным между обоими бластомерами). Если же названные группы являются эноплиями, зачаток энтодермы окажется в переднем бластомере двухклеточной стадии дробления. В таком случае линхомеид и десмосколецид потребуются перевести в подкласс Euporlia и, соответственно, уточнить морфологические признаки обоих подклассов.

Четкое осознание того факта, что Chromadoria Pearse, 1942 и Secernentea von Linstow, 1905 не являются хотя и связанными друг с другом, но разными группами, а представляют собой единый и неразрывный филогенетический ствол, имеет исключительно важное значение для понимания путей возникновения и эволюции фито- и зоопаразитических форм, в частности, Tylenchida Thorne, 1949. Парамонов (1964) выводит тиленхид из Rhabditidae, Андраши (Andrassy, 1962) — из диплогастерид, которые, как он считает, произошли от рабдитид, рабдитиды же — от цефалобид. По мнению же Парамонова цефалобиды и диплогастериды являются боковыми ветвями эволюции рабдитид. Сиддики (Siddiqi, 1986), разделивший отряд Tylenchida на два — Tylenchida и Aphelenchida, считает, что тиленхиды в рассматриваемом им объеме имеют общего предка с оксиуридами, а афеленхиды — с диплогастеридами. Медженти (Maggenti et al., 1987) отвергает эту точку зрения, считая, что и тиленхиды, и афеленхиды происходят от диплогастерид и объединяет эти группы в подклассе Diplogasteria (=надотряд Diplogasterata, если рассматривать нематод как класс, а Euporlia и Chromadoria — как подклассы).

Во всех этих филогенетических построениях обращает на себя внимание то, что поиски предков тиленхид проводятся только в пределах подкласса Secernentea von Linstow, 1905, однако самые примитивные формы в пределах этого подкласса являются все же слишком специализированными для того, чтобы они сами или даже их ближайшие предки могли дать начало такой группе, как тиленхиды *sensu lato*. Можно говорить лишь о той или иной степени сходства по тем или иным признакам между тиленхидами, диплогастеридами, цефалобидами, рабдитидами, оксиуридами; что

же касается форм, близких к предковым (но не непосредственных предков), то их более логично искать не среди сецернентов, а в пределах Monhysterida и Chromadorida, отчасти — Araeolaimida и Plectida. В этих группах легко обнаруживаются формы, обладающие теми или иными особенностями, которые считаются характерными для сецернентов (Дроздовский, 1981a). Внимательное изучение таких форм могло бы значительно способствовать лучшему пониманию путей эволюции всех групп сецернентов, но разделение хромадорий на две части — примитивную «нижнюю» и прогрессивную «верхнюю» — накладывает своего рода табу на такой подход.

Касаясь вопроса о степени родства между тиленхидами, с одной стороны, рабдитидами, цефалобидами и диплогастеридами, с другой, следует отметить, что Филиппев (1934) объединял их всех, вместе со стронгилидами, в одном отряде Anguillulata, причем помещал рабдитид и цефалобид в семейство Anguillulidae, а диплогастерид и тиленхид рассматривал в составе семейства Tylenchidae в ранге подсемейств, причем род *Tylopharynx* он выделил в самостоятельное подсемейство Tylopharingynae.

Имеющиеся в настоящее время сведения о характере эмбрионального развития (в частности, об особенностях дробления у различных групп Nematoda) пока очень малочисленны, тем не менее они позволяют с достаточной степенью определенности судить о принадлежности некоторых групп нематод не только к тому или иному подклассу в пределах класса, но во многих случаях и к тому или иному таксону менее высокого ранга.

Известно, что в эмбриональном развитии разных особей одного вида на начальных этапах дробления могут отмечаться незначительные вариации (Strassen, 1859; Nigon, 1965; Дроздовский, 1977, 1978; Малахов, 1981, 1981a; Милютина, 1981), тем не менее общий ход дробления и формирования зародыша строго характерен для данного вида. Имеющиеся в литературе сведения показывают также, что дробление протекает одинаково и у видов, принадлежащих к одному и тому же роду (Дроздовский, 1967, 1978; Flegg, 1968; Roman, Hirschmann, 1969; Спиридонов, 1985). Здесь в качестве примера одинакового хода дробления в пределах рода можно привести схемы начальных этапов дробления у 3 видов *Ditylenchus* (рис. 2).

Что касается подсемейств, семейств, надсемейств, не говоря уже о таксонах на уровне подотрядов и отрядов, то тут положение часто осложняется весьма неоднозначным пониманием объема и состава групп такого ранга разными систематиками. В соответствии с общебиологическими закономерностями в пределах семейства (если это в действительности естественная группа, а не искусственный таксон) также должны наблюдаться общие черты в ходе эмбрионального развития составляющих данное семейство родов. И действительно, сопоставление начальных этапов дробления у представителей разных родов и подсемейств семейства

Tylenchidae sensu Парамонов, 1967 (*Tylenchoidea* sensu Andrassy, 1976) показывает, что эти этапы дробления проходят у них по одной «программе». У представителей родов, относимых Парамоновым к семействам *Hoplolaimidae* и *Pratylenchidae* трибы *Hoplolaimini* Paramonov, 1967 (*Hoplolaimidae* sensu Парамонов, 1964), ход дробления принципиально отличается от тиленхидного, но имеет общие черты у разных представителей гоппололаймидной группы. Если у *Tylenchidae* после первого деления и образования двух бластомеров затем трижды делится задний бластомер (более крупный, чем передний) и его производные, и только после этого происходит деление переднего, то в гоппололаймидной группе первые два бластомера (примерно равные по объему) делятся поочередно: сначала также задний, вслед за ним — передний. После второго деления и образования 4 клеток снова делится задняя, затем — обе передних, за ними — предпоследняя (рис. 3).

Сходная с тиленхидной схема дробления характерна для разных родов семейства *Cephalobidae*, но она резко отличается от панагролаймидной (Дроздовский, 1978).

Таким образом, оказывается, что формы, объединяемые общими чертами организации половозрелых особей, объединяются и особенностями эмбрионального развития, причем это единство обнаруживается на уровне не только родов, но и более крупных таксонов: подсемейств, семейств и даже надсемейств, в зависимости от точки зрения систематика.

Однако, помимо ранга той или иной группы, систематики, опирающиеся только на морфологические признаки, очень часто меняют и место той или иной группы в системе, отрывая ее от близкородственных форм и объединяя с более далекими, а иногда и очень далекими в филогенетическом отношении. Так, очень широко распространено включение большинства гоппололаймоидей sensu Парамонов (1967) в *Tylenchoidea* (Siddiqi, 1971; Golden, 1971; Maggenti et al., 1987) или даже в *Tylenchidae* (Allen, Sher, 1967). Сиддики (1986), различающий в составе *Tylenchida* 3 подотряда (*Tylenchina*, *CriconeMATina*, *Hexatyline*), рассматривает гоппололаймоидей (без *CriconeMATini* Paramonov, 1967) в качестве самостоятельного надсемейства, входящего в состав *Tylenchina*, т. е. сохраняет принципиально те же взаимосвязи между группами. Учет одновременно и морфологических, и эмбриологических особенностей показывает обоснованность отделения Парамоновым гоппололаймоидей от тиленхоидей, морфологическую обособленность которых недавно хорошо подтвердили Рысс и Кралль (1981).

Еще более противоречива оценка, которую дают разные авторы составу и филогенетическим связям неотиленхид (*Neotylenchidae* Thorne, 1949). Историю обоснования и последующих перестроек системы этой группы сжато, но достаточно полно описывают Фортунёр и Раски (Fortuner, Raski, 1987). Эти авторы в результате проведенной ими ревизии неотиленхид сохраняют подотряд *Hexatyline* единственным семейством *Neotylenchidae*, но оставля-

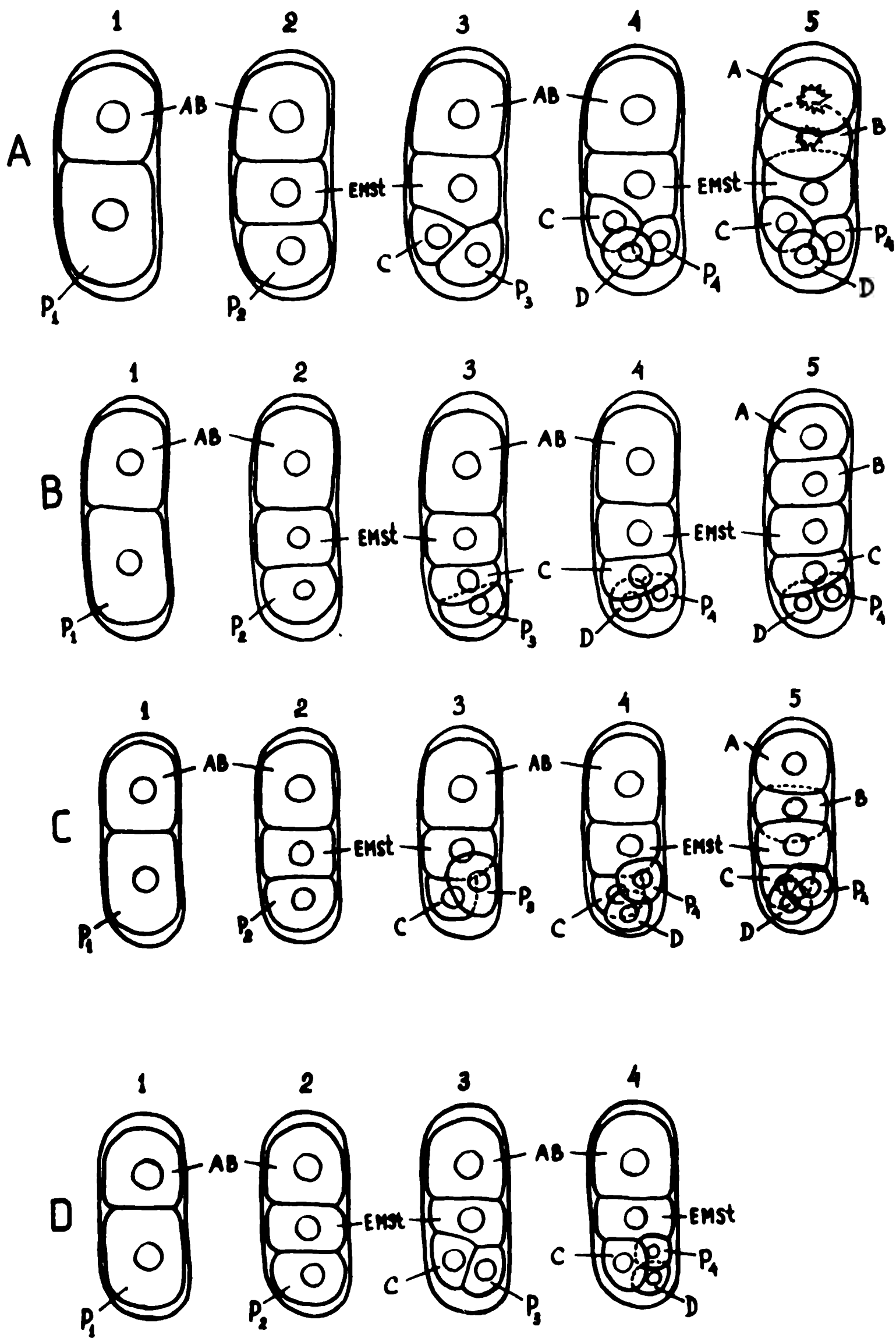


Рис. 2. Начальные этапы дробления яйца Tylenchidae:

A — *Ditylenchus dipsaci*, B — *D. destructor*, C — *D. intermedius*, D — *Tylenchus davainei*, E — *Coslenchus costatus*, F — *Filenchus* sp., G — *Psilenchus* sp., H — *Anguina millefolii* (5 — расположение бластомеров на 5-клеточной стадии дробления в изредка встречающихся удлинённых яйцах)

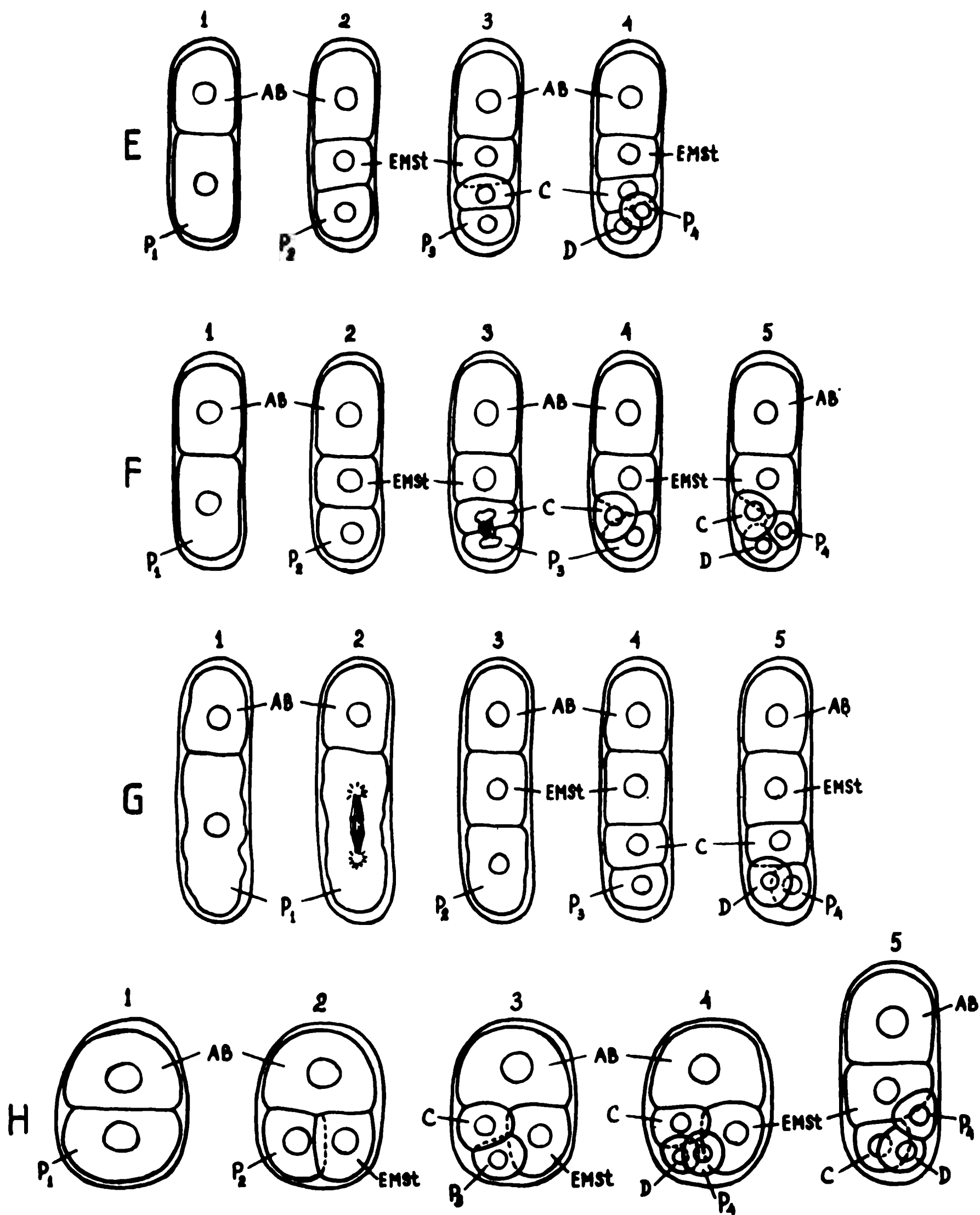


Fig. 2. First stages of cleavage in Tylenchidae:

A — *Ditylenchus dipsaci*, B — *D. destructor*, C — *D. intermedius*, D — *Tylenchus davainei*, E — *Coslenchus costatus*, F — *Filenchus* sp., G — *Psilenchus* sp., H — *Anguina millefolii* (5 — arrangement of blastomeres in 5-cells stage of cleavage in the rare occurred elongated ovum)

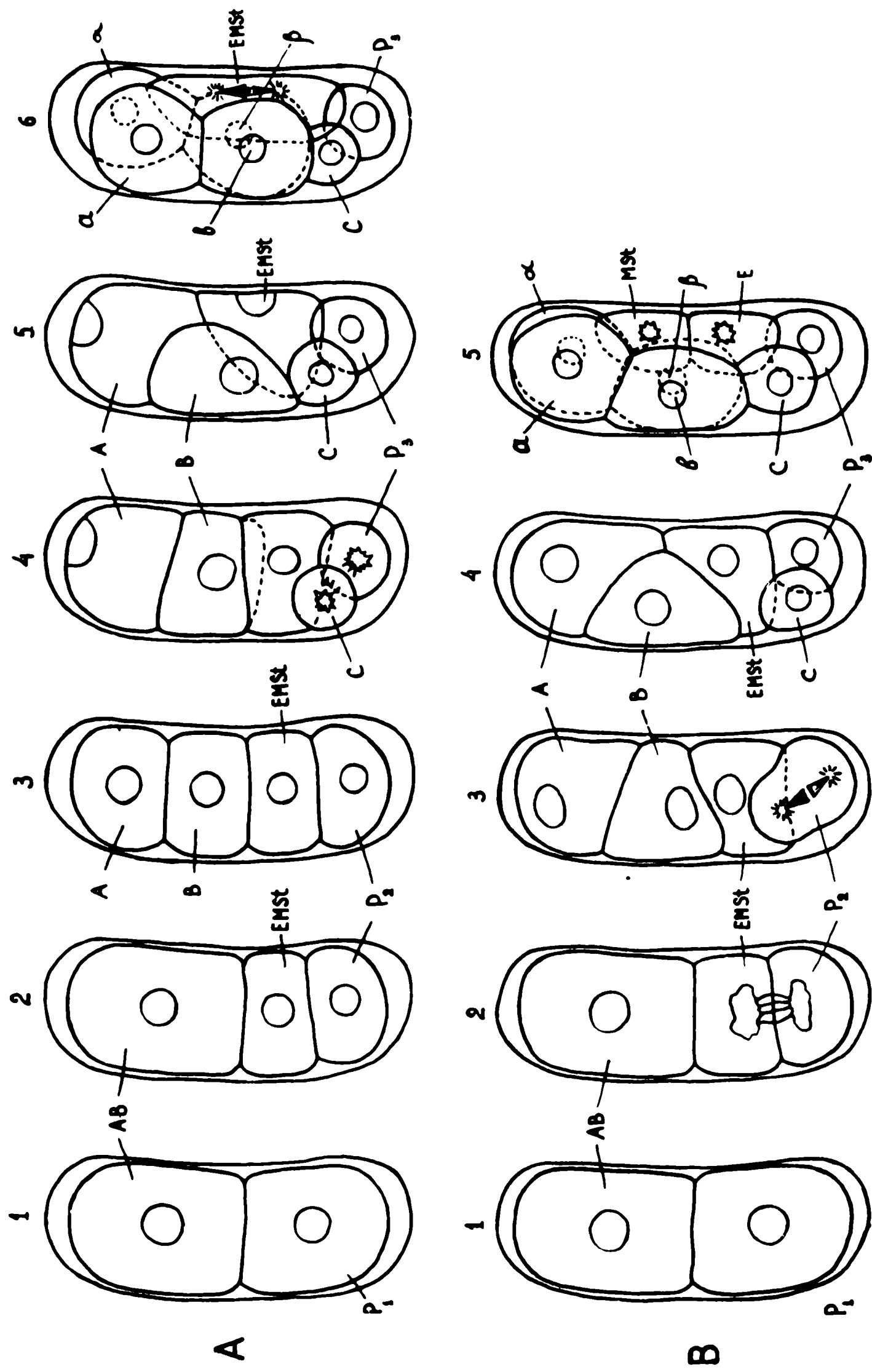


Рис. 3. Начальные этапы дробления яйца *Норлоаймоидеа*:

A — *Heicotulenchus* sp., *B* — *Rotulenchus* sp., *C* — *Tylenchostrongylus* gen. sp., *D* — *Pratylenchus* sp. (3, 3а — варианты образования стадии 4 бластомеров)

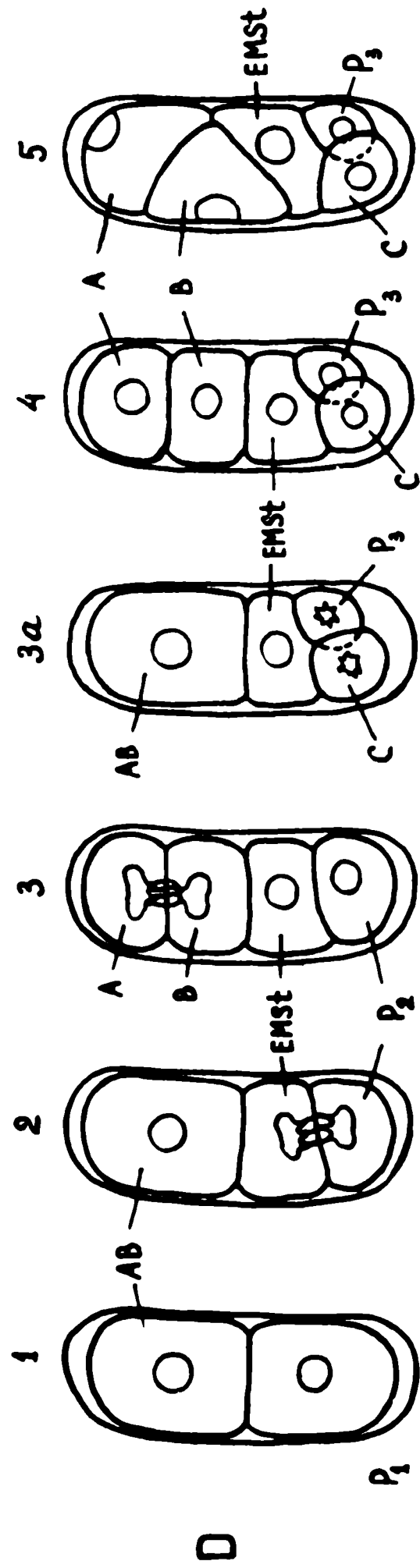
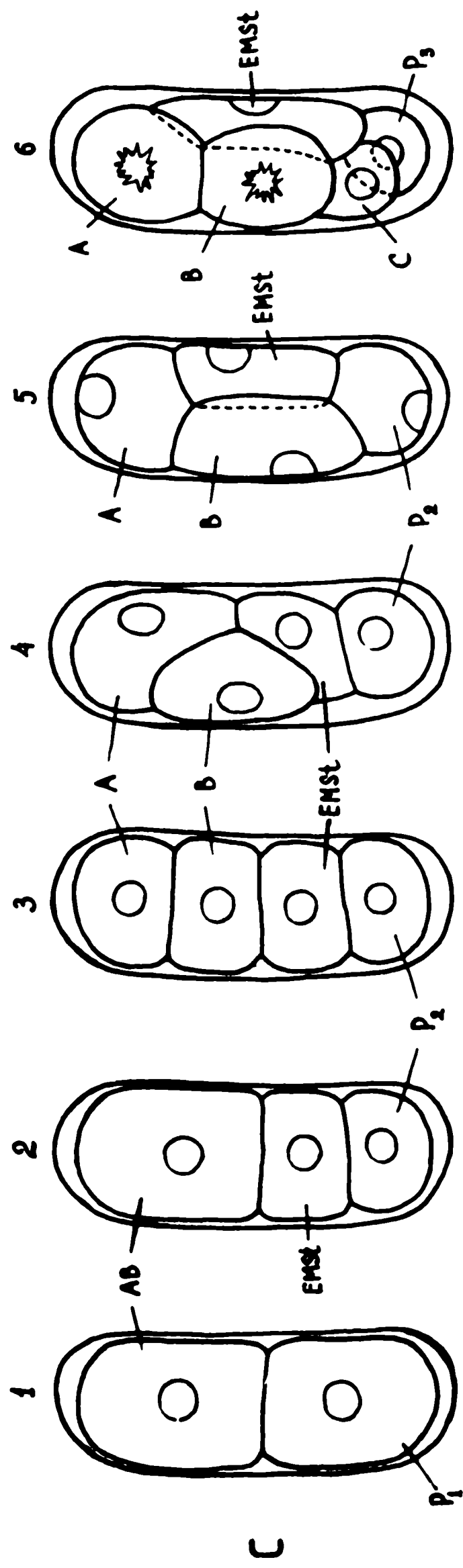


Fig. 3. First stages of cleavage in Hoplolaimoidea:

A — *Helicotylenchus* sp., B — *Rotylenchus* sp., C — *Tylenchorhynchinae* gen. sp., D — *Pratylenchus* sp. (3, 3a — variations of 4-cells stage of cleavage)

ют в нем только род *Hexatylus*. Все остальные группы они переводят в другие таксоны, большей частью в Tylenchidae и Anguinidae. Ангвинид, неоправданно включенных Сиддики (Siddiqi, 1986) в Hexatylinae, возвращают в Tylenchoidea. Таким образом, нотитиленхины и болеодорины заняли, наконец, свое «законное место» среди тиленхоидей совместно с тиленхидами и ангвинидами. Такую перестройку системы можно только приветствовать, но она могла бы быть произведена значительно раньше, если бы систематики, помимо морфологических признаков, таксономическая значимость которых часто оценивается весьма субъективно, приняли во внимание и особенности эмбрионального развития.

Так, сравнение начальных этапов дробления яйца (рис. 4) показало бы, что болеодорины, по своей морфологии являющиеся типичными тиленхидами (тиленхоидеями), являются таковыми и по характеру дробления. То же самое относится и к ангвинидам. В то же время *Hexatylus*, обладающий рядом уникальных черт общей организации, оказывается уникальным и по особенностям раннего дробления, отличаясь в этом отношении от всех представителей Tylenchina (Tylenchida sensu Siddiqi, 1986). Своеобразие эмбриогенеза *Hexatylus* проявляется уже на стадии двух бластомеров, передний из которых значительно крупнее заднего (у тиленхоидей всегда больше задний, у гопполоидей обе клетки имеют примерно равные размеры). Далее, в отличие от тиленхоидей и гопполоидей, у *Hexatylus* первой делится передняя, а не задняя клетка. В этом отношении *Hexatylus* стоит гораздо ближе к Aphelenchida, в частности, к *Pseudaphelenchoides* Drozdovsky, 1967; *Asteroaphelenchoides* Drozdovsky, 1967, *Seinura*. Последующий ход дробления также во многом сходен с тем, что отмечено для этих Aphelenchoidea (а частично, например, формирование ромба на четырехклеточной стадии, для *Paraphelenchus* и тиленхоринхин). Возможно, дальнейшее изучение покажет, что *Hexatylus* представляет собой как бы связующее звено между Tylenchida и Aphelenchida. Во всяком случае выделение *Hexatylus* в самостоятельный подотряд можно признать вполне обоснованным.

В качестве еще одного примера объединения неродственных форм в одну таксономическую группу можно привести род *Aphelenchoides* Fischer, 1894 в его теперешнем объеме. Этот пример особенно интересен, поскольку касается видов, морфологически кажущихся очень сходными. Наиболее заметные различия между ними заключаются главным образом в наличии (соответственно, отсутствии) и форме мукро, в строении спикул, а у некоторых видов — и в строении яичника. Парамонов (1964) разделил род *Aphelenchoides* на 3 группы: 1) виды с простым мукро, 2) виды со звездчатым мукро, 3) виды без мукро. Изучение эмбриогенеза у представителей этих групп (1 — *A. fragariae*, *A. saprophilus*, *A. blastophthorus*, *A. helophilus*; 2 — *A. ritzema-bosi*, *A. besseyi*; 3 — *A. bicaudatus*, *A. capsuloplanus*) показало, что у видов с про-

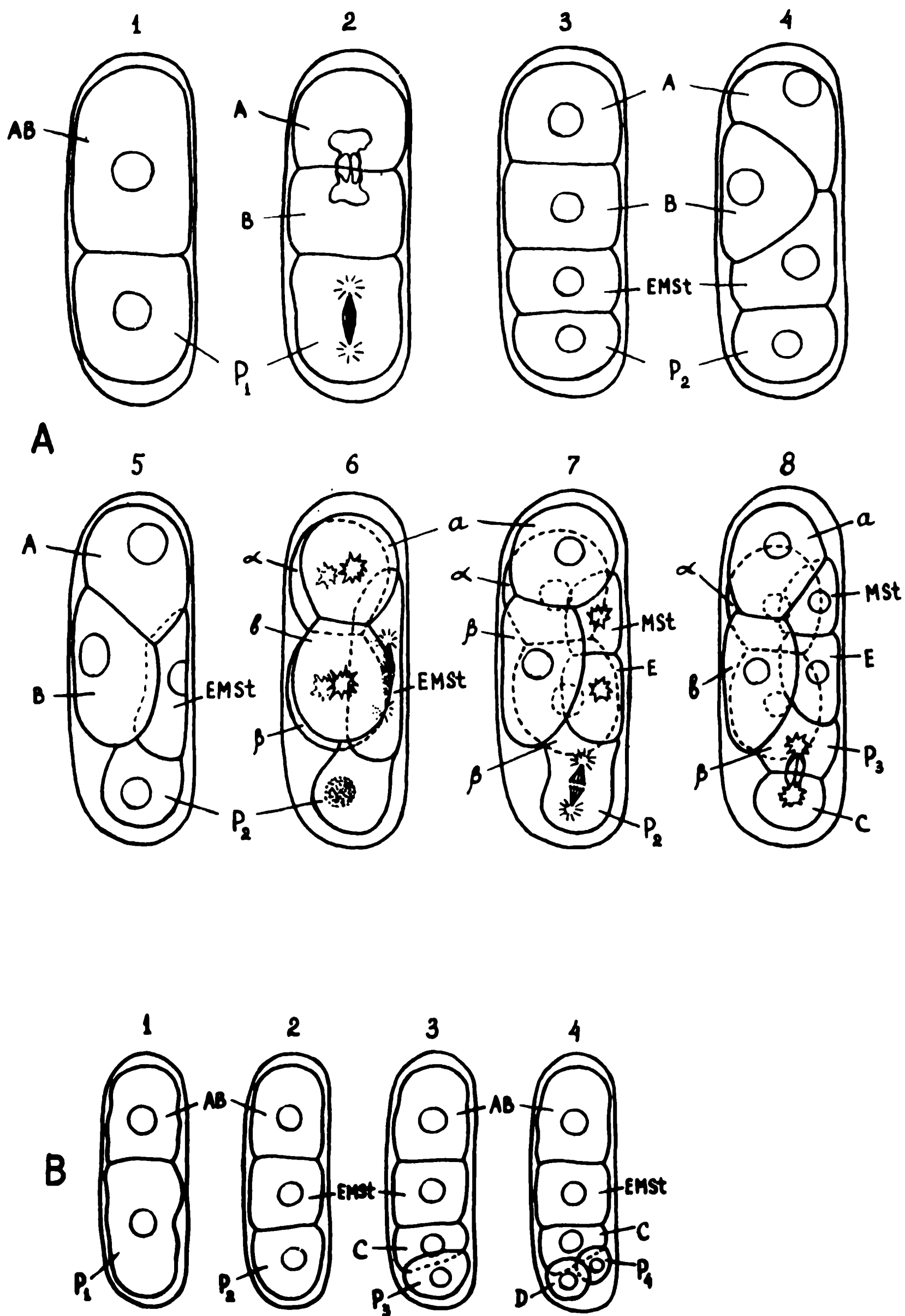


Рис. 4. Начальные этапы дробления яйца Tylenchida:

A — *Hexatylus viviparus*, B — *Boleodorus tylectus*

Fig. 4. First stages of cleavage in Tylenchida:

A — *Hexatylus viviparus*, B — *Boleodorus tylectus*

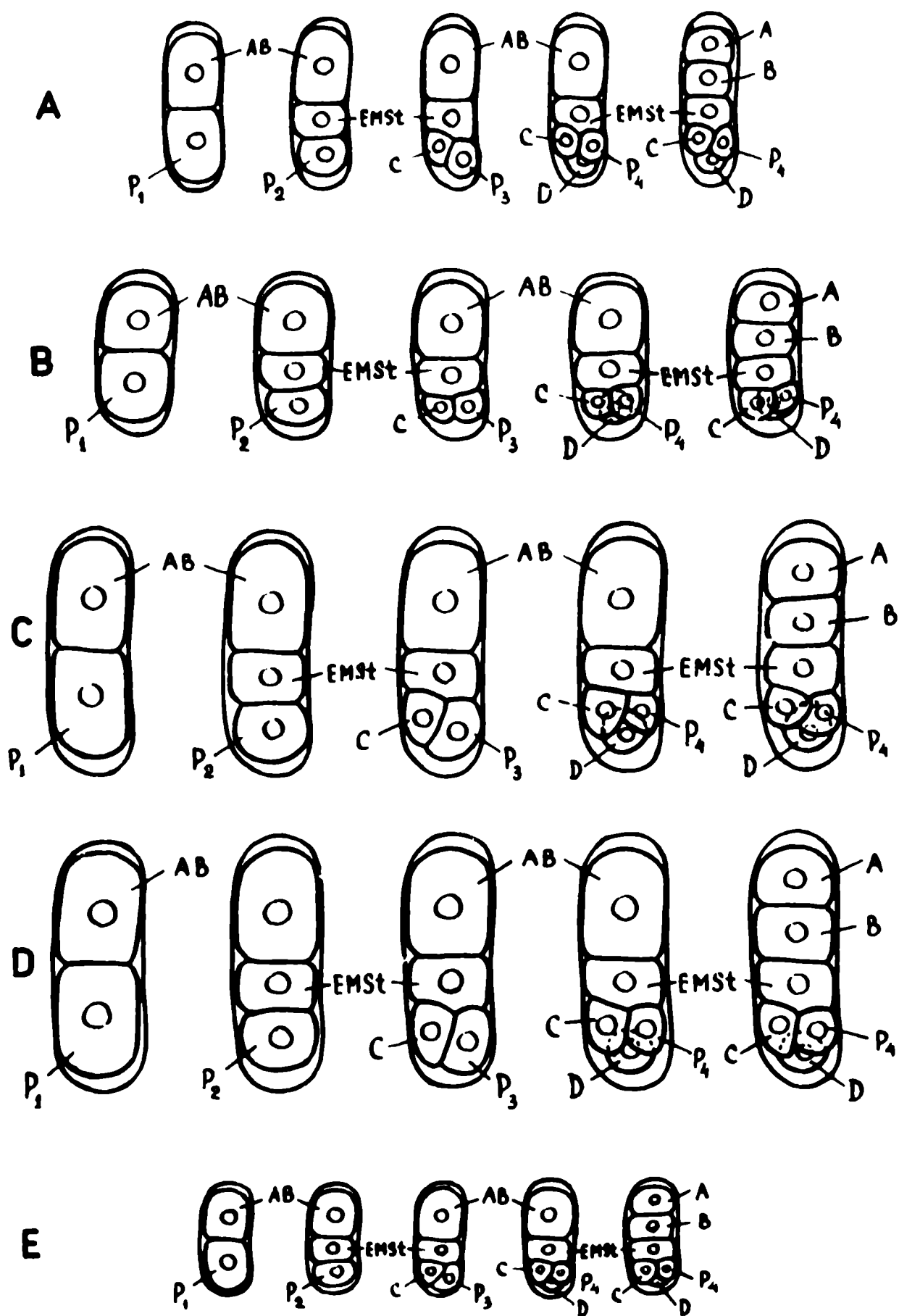


Рис. 5. Начальные этапы дробления яйца *Aphelenchoides*:
 A — *A. fragariae*, B — *A. saprophilus*, C — *A. blastophthorus*, D — *A. helophilus*,
 E — *A. bicaudatus*

Fig. 5. First stages of cleavage in *Aphelenchoides*:
 A — *A. fragariae*, B — *A. saprophilus*, C — *A. blastophthorus*, D — *A. helophilus*,
 E — *A. bicaudatus*

стым мукро и у видов без мукро начальные этапы дробления яйца идентичны и близко сходны по характеру фигур дробления со свойственными тиленхоидеям. В то же время у видов со звездчатым мукро ход дробления оказался принципиально иным (рис. 5—7). На этом основании виды со звездчатым мукро были выделены из состава *Aphelenchoides* в 2 новых рода: *Pseudaphelenchoides* и *Asteroaphelenchoides* (Дроздовский, 1967). Эти роды по разным мотивам не были признаны систематиками, тем не менее факт филогенетической обособленности видов со звездчатым мукро от

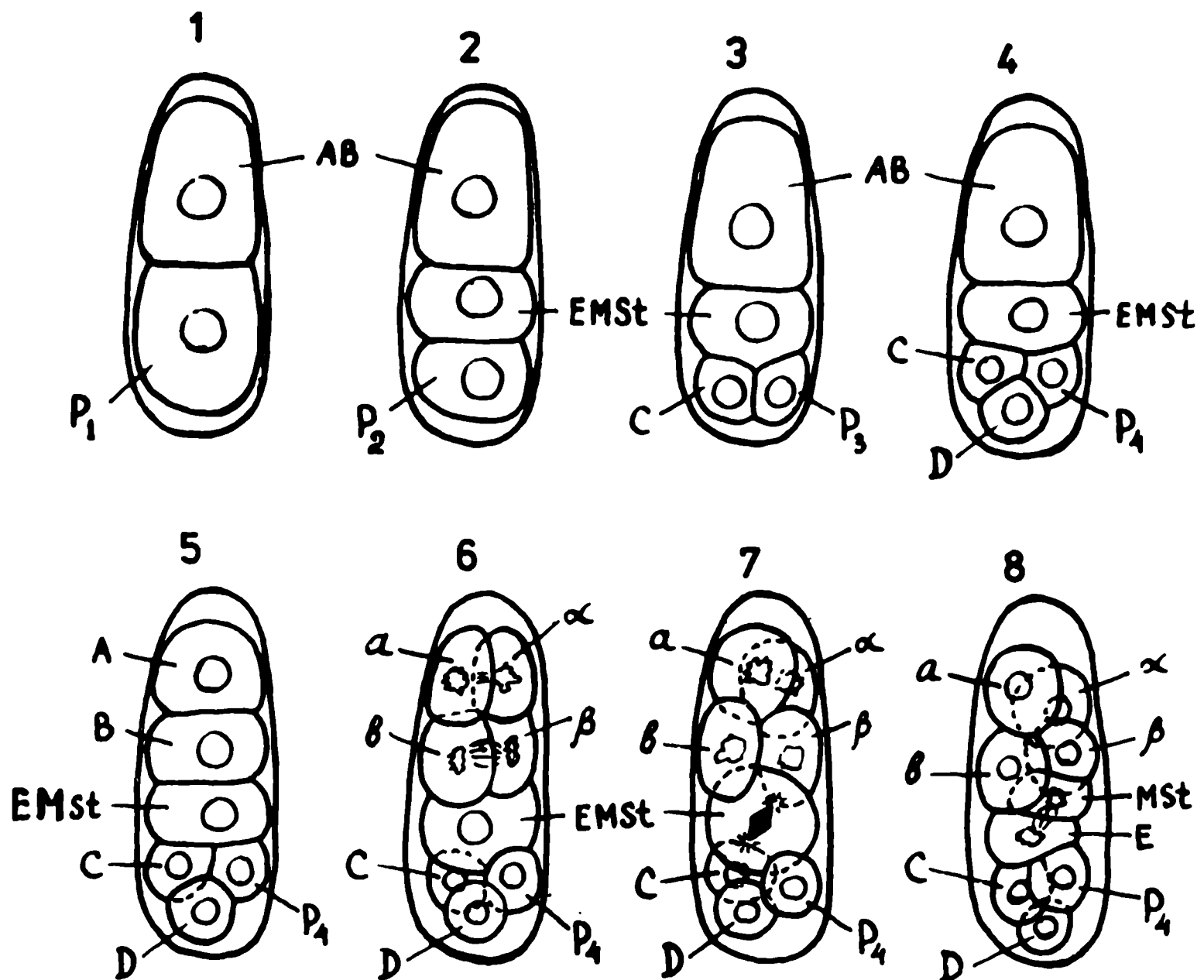


Рис. 6. Начальные этапы дробления яйца *Aphelenchoides capsuloplanus*

Fig. 6. First stages of cleavage in *Aphelenchoides capsuloplanus*

остальных *Aphelenchoides* остается фактом, который с течением времени так или иначе будет принят во внимание. Здесь мы не имеем возможности детально рассматривать этот вопрос. Необходимо лишь отметить, что своеобразие дробления яйца у видов со звездчатым мукро выходит далеко за рамки только родовых различий и делает необходимым возведение родов, включающих эти виды, в ранг семейства *Pseudaphelenchoididae*, диагноз которого будет дан в специальной статье.

Основная задача настоящей статьи — еще раз привлечь внимание к целесообразности использования особенностей эмбрионального развития для уточнения родственных связей различных групп нематод и путей их эволюции. В последние два десятилетия чрезвычайно расширился круг тех морфологических признаков, которые используются в таксономии нематод, тем не менее использование этих признаков без учета особенностей онтогенеза, в том числе эмбрионального развития, ведет к постоянным и часто серьезным противоречиям в оценке таксономической значимости тех или иных особенностей организации взрослых форм, а, соответственно, и к противоречивым перестройкам системы нематод. Недоверие к значимости эмбриологических данных для разработки систематики и филогении нематод (особенно значимости на-

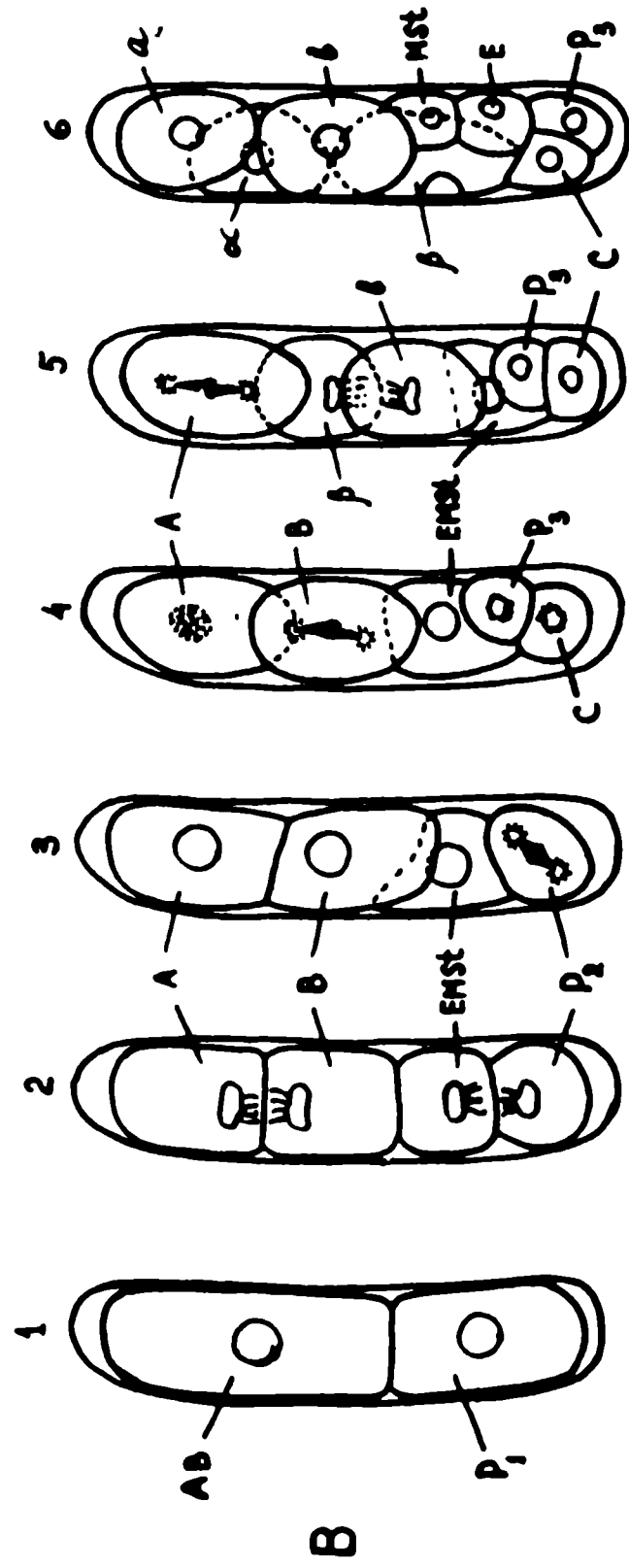
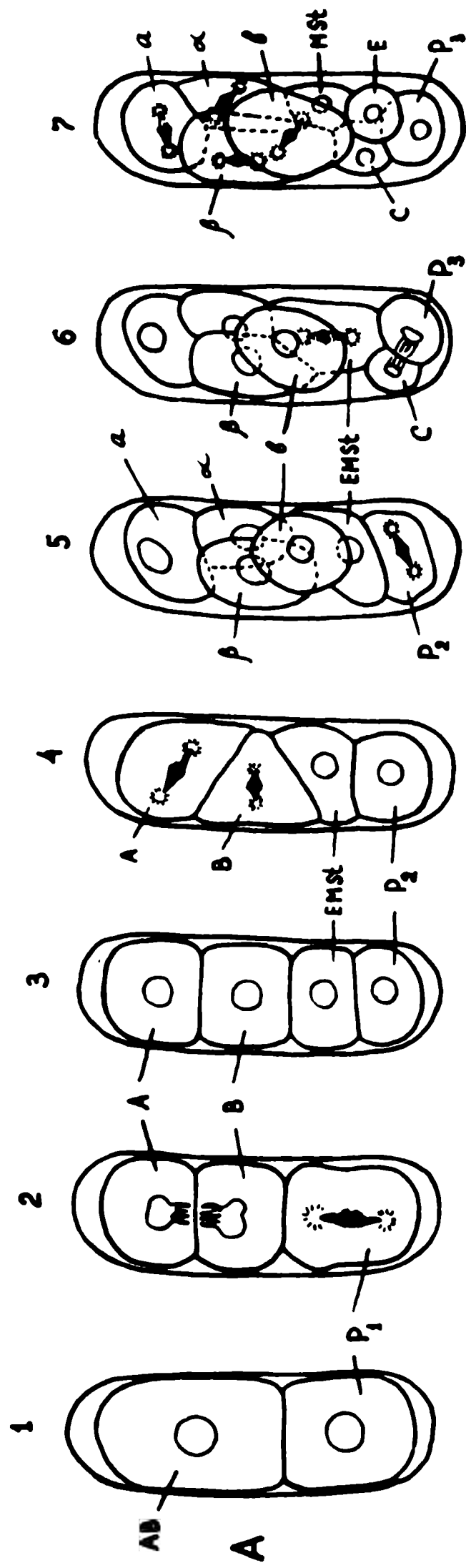


Рис. 7. Начальные этапы дробления яйца *Aphelenchoides*:
 A — *Aphelenchoides* (*Pseudaphelenchoides*) *ritzema-bosi*, B — A. (*Asteroaphelenchoides*) *besseyi*

Fig. 7. First stages of cleavage in *Aphelenchoides*:
 A — *Aphelenchoides* (*Pseudaphelenchoides*) *ritzema-bosi*, B — A. (*Asteroaphelenchoides*) *besseyi*

чальных этапов дробления яйца) объясняется рядом причин, в числе которых, по-видимому, решающую роль играет непонимание эволюционной обусловленности этого этапа эмбриогенеза у форм, находящихся в различной степени родства.

Как показано Северцовым (1939), именно те изменения в ходе развития, которые проявляются на самых ранних этапах онтогенеза (архаллаксы), приводят к наиболее резкому расхождению различных групп животных. В классе *Nematoda* как архаллаксы следует рассматривать в первую очередь возникновение различий в локализации зачатков основных органов и систем в цитоплазме яйца энотрий и хроматорий. К менее резким различиям между группами животных приводят отклонения в ходе эмбриогенеза, возникающие позже (девиации). Они приводят к возникновению групп на уровне отрядов, надсемейств, семейств. Наконец, изменения, приводящие к возникновению родов и видов (анаболии), проявляются на самых поздних этапах эмбриогенеза, чем и объясняется однообразие раннего дробления у видов одного рода и родов одного семейства.

Разумеется, различия в ходе раннего дробления у разных форм не сводятся только к тем особенностям, о которых говорилось выше (различия в размерах первых двух бластомеров, очередность последующих делений, типы клеточных фигур на ранних этапах дробления), но выражаются во многих других особенностях, которые отчасти рассмотрены в цитированных здесь работах, отчасти же нуждаются в дополнительной характеристике. Учет подобных деталей еще более повысит значение эмбриологических данных для анализа путей эволюции нематод и в установлении степени родственных связей между отдельными группами класса *Nematoda*.

ЛИТЕРАТУРА

- Бадалходжаев И. Наблюдения над эмбриональным развитием *Panagrellus silusioides* Tsalolichin, 1965 // Вестник ЛГУ. Сер. биол., 1969.— Т. 9, вып. 2.— С. 2—22.
- Бадалходжаев И. Эмбриональное развитие *Rhabditis elegans* (Nematoda) // Вестник ЛГУ. Сер. биол., 1970.— Т. 15, вып. 3.— С. 7—17.
- Бадалходжаев И. Эмбриогенез галловой нематоды *Meloidogyne javanica* (Tylenchida, Heteroderidae) // Зоол. журн., 1971.— Т. 50, вып. 11.— С. 1621—1631.
- Дроздовский Э. М. Об использовании особенностей эмбрионального развития в систематике нематод // Тр. гельминтол. лаб. АН СССР, 1967.— Т. 18.— С. 22—29.
- Дроздовский Э. М. К сравнительному изучению начальных этапов дробления яйца у нематод // Докл. АН СССР, 1968.— Т. 180, вып. 3.— С. 750—753.
- Дроздовский Э. М. К анализу эмбриогенеза некоторых *Adenophorea* (Nematoda) // Докл. АН СССР, 1969.— Т. 186, вып. 3.— С. 720—723.
- Дроздовский Э. М. Дробление яйца у видов *Eudorylaimus* и *Mesodorylaimus* (Nematoda, Dorylaimida) и роль дробления в определении состава подклассов нематод // Докл. АН СССР, 1975.— Т. 222, вып. 4.— С. 1005—1008.
- Дроздовский Э. М. Об особенностях дробления яйца и значении пребластулы в эмбриогенезе нематод. // Архив анат. гистол. эмбриол., 1977.— Т. 73, вып. 9.— С. 88—94.

- Дроздовский Э. М. Характер строения и формирования пребластулы как показатель филогенетических взаимоотношений и таксономического положения различных групп нематод // Фитогельминтологические исследования. М., 1978.— С. 14—32.
- Дроздовский Э. М. О месте хромадорид в системе класса Nematoda // Эволюция, систематика, морфология и экология свободноживущих нематод.— Л., 1981.— С. 32—37.
- Дроздовский Э. М. О филогении нематод отрядов Rhabditida и Tylenchida // Первая конференция (IX совещание) по нематодам растений, насекомых, почв и вод. Тезисы докладов и сообщений.— Ташкент, 1981.— С. 11—12.
- Малахов В. В. Эмбриональное развитие свободноживущих морских нематод из отрядов Chromadorida и Desmodorida // Зоол. журн., 1981.— Т. 60, вып. 4.— С. 485—494.
- Малахов В. В. Эмбриональное развитие свободноживущих морских нематод отрядов Chromadorida, Desmodorida, Monhysterida // Эволюция, систематика, морфология и экология свободноживущих нематод.— Л., 1981a.— С. 45—51.
- Малахов В. В., Ромашов Б. В., Спиридонов С. Э. Эмбриональное развитие *Trichocephalus trichiurus* и *Eucoleus oesophagicola* (Nematoda, Trichocephalida) // Паразитология, 1984.— Т. 18, вып. 4.— С. 286—290.
- Малахов В. В., Рыжиков К. М., Сонин М. Д. Система крупных таксонов нематод: подклассы, отряды, подотряды // Зоол. журн., 1982.— Т. 64, вып. 8.— С. 1125—1134.
- Малахов В. В., Спиридонов С. Э. Эмбриональное развитие *Gastromermis* (Nematoda, Mermitida) // Зоол. журн., 1981.— Т. 60, вып. 10.— С. 1574—1577.
- Малахов В. В., Спиридонов С. Э. Эмбриональное развитие *Eustrongyloides excisus* (Nematoda, Dioctophymida) // Зоол. журн., 1983.— Т. 62, вып. 1.— С. 113—117.
- Милютин И. А. Ранние стадии эмбрионального развития свободноживущих морских нематод *Spirinia parasitifera* и *Paracanthonchus* sp. // Эволюция, систематика, морфология и экология свободноживущих нематод.— Л., 1981.— С. 36—44.
- Парамонов А. А. Основы фитогельминтологии.— М., 1962.— Т. 1.— 480 с.
- Парамонов А. А. Основы фитогельминтологии.— М., 1964.— Т. 2.— 446 с.
- Парамонов А. А. Критический обзор подотряда Tylenchina (Filipjev, 1934) (Nematoda: Secernentea) // Тр. Гельминтол. лаб. АН СССР, 1967.— Т. 18.— С. 78—101.
- (Рысс А. Ю., Кралль Э. Л.) Ryss A., Krall E. Classification of the superfamilies Tylenchoidea and Hoplolaimoidea with notes on the phylogeny of the suborder Tylenchina (Nematoda) // Изв. АН ЭССР (биология), 1981.— Т. 30, вып. 4.— С. 288—298.
- Северцов А. Н. Морфологические закономерности эволюции.— М.—Л., 1939.— 610 с.
- Спиридонов С. Э. Морфология, эмбриология и некоторые вопросы систематики оксиурид членистоногих.— Автореф. канд. дис.— М., 1985.— 19 с.
- Филиппьев И. Н. Нематоды вредные и полезные в сельском хозяйстве.— М.—Л., 1934.— 440 с.
- Allen M. W., Sher E. A. Taxonomic problems concerning the phytoparasitic nematodes // Ann. Rev. Phytopathol., 1967.— Vol. 5.— P. 247—264.
- Andrassy I. Evolution as a basis for the systematization of nematodes.— Budapest: Akad. Kiadó, 1976.— 288 p.
- Chitwood B. G. The designation of official names for higher taxa of invertebrates // Bull. Zool. Nomenclature, 1958.— Vol. 15, qupruple-part 25/28.— P. 860—895.
- Chitwood B. G., Chitwood M. B. An introduction to nematology (revised) // Baltimore (Maryland): Monumental Print Co., 1950.— 213 p.
- De Coninck L. Systématique des nématodes // Traite de Zoologie, 1965.— Т. 4, fasc. 2.— P. 586—731.
- Decraemer W. Scientific report on the Belgian Expedition to the Great Barrier Reef in 1967. Nematodes. VI. Morphological observations on a new genus Quadri-

- comoides of marine Desmoscolecida // Austral. J. Marine and Freshwater Research., 1976.— Vol. 27.— P. 89—115.
- Flegg J. J.* Embryogenic studies of some Xiphinema and Longidorus species // Nematologica, 1968.— Vol. 14.— P. 137—145.
- Fortuner R., Raski D. J.* A review of Neotylenchoidea Thorne 1941 (Nemata: Tylenchida) // Rev. Nematol., 1987.— Vol. 10.— P. 257—267.
- Golden A. M.* Classification of the genera and higher categories of the order Tylenchida (Nematoda) // Plant parasitic nematodes / Ed. B. M. Zuckerman, W. F. Mai, R. A. Rohde. New York: Akad. Press, 1971.— Vol. 1.— P. 263—276.
- Inglis W. G.* An outline classification of the phylum Nematoda // Austral. J. Zool., 1983.— Vol. 31.— P. 243—255.
- Maggenti A. R.* System analysis and nematode phylogeny // J. Nematol., 1970.— Vol. 2.— P. 7—15.
- Maggenti A. R.* Taxonomic position of genera Nematoda among the pseudocoelomate Bilateria // Organization of nematodes.— London: Acad. Press., 1976.— P. 1—10.
- Maggenti A. R., Luc M., Raski D. J., Fortuner R., Geraert E.* A reappraisal of Tylenchina (Nemata): Diplogasteria) // Rev. Nematol., 1987.— Vol. 10.— P. 135—142.
- Martini E.* Über Furchung und Gastrulation bei Cucullanus elegans // Ztschr. Wiss. Zool., 1903.— Bd. 74, H. 4.— S. 501—556.
- Nigon V.* Développement et reproduction des nématodes // Traite de Zoologie, 1965.— T. 4, fasc. 1.— P. 218—386.
- Riemann F.* Oesophagusdrüsen bei Linhomoeidae (Monhysterida, Siphonolaimoidea). Beitrag zur Systematik freilebender Nematoden // Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerhaven, 1977.— Bd. 16.— S. 105—116.
- Roman J., Hirschmann H.* Development, morphology and cytology of certain species of Pratylenchus // J. Nematol., 1969.— Vol. 1.— P. 25.
- Siddiqi M. R.* Structure of the oesophagus in the classification of the superfamily Tylenchoidea (Nematoda) // Indian J. Nematol., 1971.— Vol. 1.— P. 25—43.
- Siddiqi M. R.* The origin and phylogeny of the nematode orders Tylenchida Thorne, 1949 and Aphelenchida n. ord. // Helminthol. Abstracts (seria B), 1980.— Vol. 49.— P. 144—170.
- Siddiqi M. R.* Tylenchida: parasites of plants and insects // Sent Albans: Commonw. Agr. Bur., 1986.— 645 p.
- Spemann H.* Zur Entwicklung des Strongylus paradoxus // Zool. Jahrbüchern. Abt. Anatomie und Ontogenie der Tiere, 1895.— Bd. 8.— S. 301—317.
- Strassen O.* zur. Neue Beiträge zur Entwicklungsmechanik der Nematoden // Zoologica, 1859.— Bd. 38, H. 107.— S. 1—142.
- Ziegler H. E.* Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge der Nematoden // Ztschr. Wiss. Zool., 1895.— Bd. 60, H. 3.— S. 351—410.

Summary

On the basis of the morphology and embryogenesis analysing the original classification of the class Nematoda is proposed. Nematoda consists of 2 subclasses: Enoplia (with the only superorder Enoplata) and Chromadoria (with 5 superorders — Chromadorata, Rhabditata, Diplogasterata, Tylenchata, Spirurata). It is supposed, that order Tylenchida has its origin not from secernentes (Rhabditata and Diplogasterata), but from the primitive Chromadorata-group, which was phylogenetically close related to the recent Monhysterida, Chromadorida, Araeolaimida, Plectida. On the basis of embryologic data it has been demonstrated that the Tylenchoidea is taxonomically isolated from the Hoplolaimoidea, and that the suborder Hexatylina includes the only genus *Hexatylus*. The taxonomic significance of the embryogenesis differences in the species of the genus *Aphelenchoides* is discussed. The explanation of the terms archallaxis, deviation and anaboly with special reference to Nematoda is given. Archallaxis leads to arising of subclasses Enoplia and Chromadoria, deviation leads to an originating of orders, superfamilies and families, anaboly leads to forming of genera and species.

А. Ю. Рысс, Фам Тхань Бинь

ФИТОНЕМАТОДЫ
РОДА PRATYLENCHUS ИЗ ВЬЕТНАМА

A. Yu. Ryss, Pham Thanh Binh. Plant Parasitic nematodes of the genus *Pratylenchus* from Viet-Nam

В результате обработки материала по нематодам рода *Pratylenchus* из Вьетнама обнаружены 4 вида, один из которых (*P. penetrans*) зарегистрирован в этой стране впервые, 3 других вида (*P. brachyurus*, *P. coffeae*, *P. zeae*) отмечены ранее (Ерошенко и др., 1985). Ниже приведены описания и рисунки обнаруженных видов, а также дана определительная таблица видов рода для Вьетнама. Обсуждены экологические особенности распространения пратиленхов во Вьетнаме. Препараты хранятся в Гельминтологической лаборатории АН СССР (Москва). Сборы сделаны в 1977—1987 гг. разными вьетнамскими нематологами, в том числе одним из авторов этой статьи.

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНАЯ ТАБЛИЦА PRATYLENCHUS ДЛЯ ВЬЕТНАМА
(ПО САМКАМ)

- 1(2) В губной области 4 кольца кутикулы
P. vulnus Allen et Jensen
- 2(1) В губной области 2 или 3 кольца кутикулы
- 3(8) В губной области 2 кольца кутикулы.
- 4(5) Сперматека объемистая, со сперматозоидами, задняя ветвь гонады обычно с оогониями. *P. coffeae* (Zimmerman)
- 5(4) Сперматека компактная, без сперматозоидов; или отсутствует; задняя ветвь гонады без оогониев.
- 6(7) Стиллет не короче 18 мкм, внутренний скелет губной области очень сильно развит, края губных колец угловатые, терминус тупо обрубленный или лопатковидный
P. brachyurus (Godfrey)
- 7(6) Стиллет не длиннее 17 мкм, внутренний скелет губной области среднеразвитый, края губных колец округлые, терминус другой формы, обычно скошен на ветральную сторону
P. neglectus (Rensch)
- 8(3) В губной области 3 кольца кутикулы.

- 9(10) Терминус кольчатый *P. teres* Khan et Singh
 10(9) Терминус гладкий.
 11(14) Сперматека объемистая, со сперматозоидами.
 12(13) Сперматека овальная, задняя ветвь гонады с оогониями, внутренние инцизуры бокового поля ближе одна к другой, чем внутренняя и внешняя инцизура *P. vulnus* Allen et Jensen
 13(12) Сперматека сферическая, задняя ветвь гонады без оогониев, инцизуры бокового поля равноудалены одна от другой *P. penetrans* (Cobb)
 14(11) Сперматека компактная, без сперматозоидов или отсутствует.
 15(16) Терминус широко округлый, округлый или тупо обрубленный, отношение ширины основания губной области к высоте ее внутреннего скелета, измеренной от задних отростков скелета до переднего края губной области, равно 1 *P. thornei* Sher et Allen
 16(15) Терминус узкий, вышеуказанное отношение равно 0.5.
 17(18) На вентральной стороне хвоста не более 20 колец кутикулы, хвост закругленный, коэффициент V более 73 *P. delattrei* Luc
 18(17) На вентральной стороне хвоста не менее 25 колец кутикулы, хвост узко конусовидный, коэффициент V не превышает 74 *P. zeae* Graham

Pratylenchus penetrans (Cobb, 1917) (рис., 1—5)

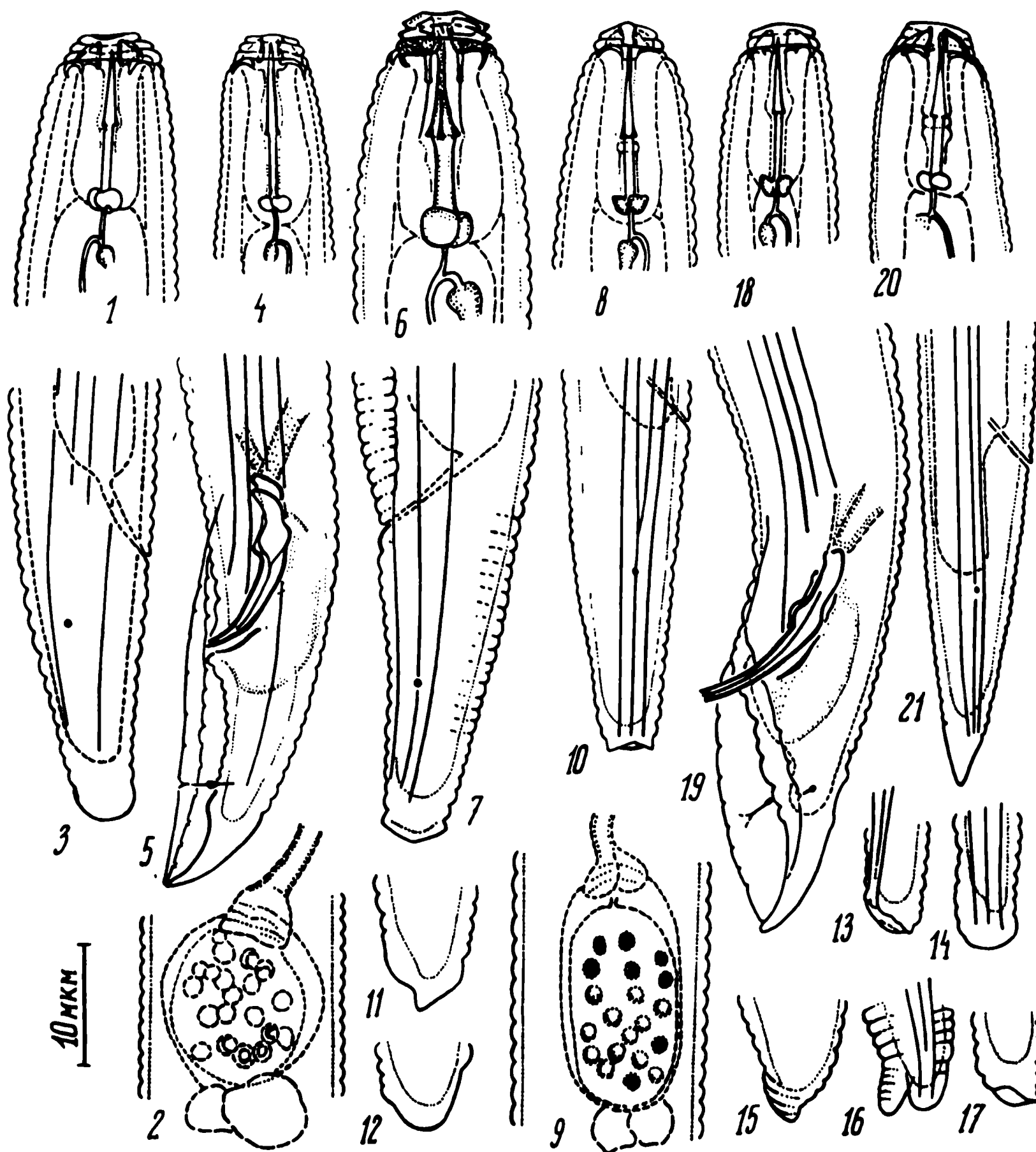
Провинция Ламдонг, Далат, картофель. ♀($n=3$) $L=498(442-551)^*$, $a=28(24-33)$, $b=6.3(5.7-7.4)$, $c=17(15-18)$, $c'=2.6(2.2-2.8)$, $V=81(80-82)$, $st=15.5(14.5-16.0)$, ♂($n=2$) $L=452, 510$; $a=30, 33$, $b=5.4, 7.8$; $c=20, 23$; $c'=2.1, 2.7$; $st=15.5$, $spic.=15.0, 15.5$; $gub.=4, 5$.

Далат, капуста. ♀($n=3$): $L=477(456-510)$, $a=30(27-34)$, $b=6.6(5.5-7.7)$, $c=16(14-17)$, $c'=2.5(2.2-2.8)$, $V=77(75-81)$, $st=15.5(15.5-16.0)$; ♂: $L=418$, $a=31$, $b=6.2$, $c=18$, $c'=2.6$, $st=13.5$, $spic.=16$, $gub.=4$.

С а м к а. Губная область низкая, уплощенная спереди, с 3 кольцами кутикулы, края которых округлые. Метакорпус круглый. Длина лопасти желез пищевода 45(42—53). Боковое поле с 4 инцизурами, у отдельных особей центральный валик с косой исчерченностью в области вульвы. Сперматека со сперматозоидами, сферическая. Задняя ветвь гонады без оогониев, ее длина равна 1.0—1.5 вульварного диаметра. Хвост конический, на его вентральной стороне 23(17—29) колец кутикулы. Терминус гладкий, округлый.

Местонахождение этого вида расположено на высоте около 1500 м над ур. м.

* Все измерения в описаниях видов даны в микронах.



Pratylenchus penetrans: Далат, *Solanum tuberosum* (1—5); *P. brachyurus*: Ханьлам, *Camellia sinensis* (6, 7); *P. coffeae*: Донгхьеу, *Coffea arabica* (8—19); *P. zeae*: Хачунг, *Ananas sativus* (20, 21):

1—3, 6—17, 20, 21 — самка: 1, 6, 8, 20 — голова; 2, 9 — форма сперматеки, 3, 7, 10, 21 — хвост; 11—17 — форма терминуса; 4, 5, 18, 19 — самец: 4, 18 — голова, 5, 19 — хвост

Pratylenchus penetrans: Dalat, *Solanum tuberosum* (1—5); *P. brachyurus*: Hanh Lâm, *Camellia sinensis* (6, 7); *P. coffeae*: Đông Hiếu, *Coffea arabica* (8—19); *P. zeae*: Hà Trung, *Ananas sativus* (20, 21):

1—3, 6—17, 20, 21 — female: 1, 6, 8, 20 — head; 2, 9 — shape of spermatheca; 3, 7, 10, 21 — tail, 11—17 — shape of terminus; 4, 5, 18, 19 — male: 4, 18 — head, 5, 19 — tail

Pratylenchus brachyurus (Godfrey, 1929) (см. рис., 6, 7)

Провинция Нгетинь, Ханьлам (вблизи Фукуана), чай *Camellia sinensis* ♀ ($n=7$): $L=509(425-612)$, $a=21(18-22)$, $b=7.0(5.8-8.6)$, $c=21(18-29)$, $c'=2.0(1.7-2.5)$, $V=83(79-87)$, $st=18(18-20)$.

Провинция Биньчитхьен. Бочать, абрикос *Armeniaca vulgaris*. ♀ ($n=5$): $L=516(438-561)$, $a=19(16-33)$, $b=6.4(5.7-6.8)$, $c=20(16-24)$, $c'=2.0(1.7-2.6)$, $V=85(84-86)$, $st=18(18-20)$.

Провинция Тханьхоа, Хачунг, ананас *Ananas sativus*. ♀: $L=544$, $a=23$, $b=8.0$, $c=19$, $c'=2.4$, $V=82$, $st=18$.

С а м к а. Губная область низкая, уплощенная спереди, с 2 кольцами кутикулы, края которых угловатые. Метакорпус круглый. Длина лопасти желез пищевода 36(32—40). Боковое поле с 4 инцизурами, у отдельных особей имеется 5-я линия в области вульвы. Длина задней ветви гонады меньше вульварного диаметра. Хвост широко конический, на его вентральной стороне 17(13—23) колец кутикулы. Терminus гладкий, широко округлый или тупо обрубленный, с гиалиновой зоной 5(2—7).

Самцы не обнаружены.

Другие местонахождения этого вида: провинция Биньчитхьен, Бочать, просо *Panicum sp.*; в той же провинции Танлам (вблизи Камло), перец черный *Piper nigrum*.

Все местонахождения расположены на высоте, не превышающей 200 м над ур. м.

Pratylenchus coffeae (Zimmerman, 1898) (см. рис., 8—19)

Провинция Нгетинь, Донгхьеу (вблизи Нгиадана), кофейное дерево *Coffea arabica*. ♀ ($n=3$): $L=541(408-639)$, $a=24(18-33)$, $b=6.8(5.2-7.8)$, $c=18(12-23)$, $c'=2.3(1.9-3.2)$, $V=81(79-85)$, $st=15.5(14.5-16.0)$; ♂ ($n=3$): $L=465(448-482)$, $a=25(23-26)$, $b=6.0(5.5-6.5)$, $c=18(17-18)$, $c'=2.3(2.0-2.7)$, $st=14.0$, $spic.=16.0(15.5-17.0)$, $gub.=5.0$.

Провинция Биньчитхьен, Локан (вблизи Тханьча), банан *Musa sp.* ♀: $L=605$, $a=35$, $b=6.2$, $c=19$, $c'=2.6$, $V=81$, $st=16$.

С а м к а. Губная область с 2 кольцами кутикулы, края которых округлые. Метакорпус круглый. Длина лопасти желез пищевода 52(35—65). Боковое поле с 4 инцизурами, у отдельных особей центральный валик с косой исчерченностью. Сперматека со сперматозоидами, овальная. Задняя ветвь гонады часто с оогониями, ее длина достигает 1.5 вульварных диаметров. Хвост конический, на его вентральной стороне 29(24—35) колец кутикулы. Терminus узкий, зубчатый, иногда почти гладкий или даже двухлопастной, или округлый.

Оба местонахождения этого вида расположены на высоте, не превышающей 200 м над ур. м.

Pratylenchus zeae Graham, 1951 (см. рис., 20—21)

Провинция Биньчитхьен, Вьетчунг (вблизи Мо), кукуруза *Zea mays*. ♀ ($n=3$): $L=514(493-527)$, $a=23(21-26)$, $b=6.2(5.8-6.4)$, $c=16(14-18)$, $c'=3.0(2.9-3.1)$, $V=71(68-74)$, $st=13(12-14)$.

Провинция Тханьхоа, Хачунг, ананас *Ananas sativus*. ♀ ($n=3$): $L=428(340-490)$, $a=30(29-33)$, $b=6.5(5.6-7.4)$, $c=16(14-18)$, $c'=3.1(2.7-3.5)$, $V=71(69-72)$, $st=13(12.5-14.0)$.

С а м к а. Губная область не обособлена от тела, высокая, с 3 кольцами кутикулы. Метакорпус круглый. Длина лопасти желез пищевода 49 (27—56). Боковое поле с 4 инцизурами. Сперматека без сперматозоидов, компактная, почти не обособлена от контуров гонады. Задняя ветвь гонады без оогониев, ее длина равна 1—2 вульварным диаметрам. Кишечник с коротким дорсальным пост-ректальным выростом. Хвост узкий, конусовидный, на его вентральной стороне 32 (29—35) колец кутикулы. Терминус гладкий, узкий, острый, с гиалиновой зоной 3 (2—6).

Самцы не обнаружены.

Другое местонахождение этого вида: провинция Биньчитхьен, Танлам (вблизи Камло), перец черный *Piper nigrum*.

Перечисленные местонахождения расположены на высоте, не превышающей 200 м над ур. м.

Особенности распространения

Все 4 обнаруженных вида — широкораспространенные паразиты культурных растений. Расселение их связано с сельскохозяйственной деятельностью человека, но здесь играют роль и климатические факторы. Все эти виды характерны для районов умеренно избыточного и избыточного увлажнения (Рысс, 1988), однако 3 вида — *P. brachyurus*, *P. coffeae* и *P. zeae* — обычные паразиты растений, обитающих в условиях тропического и субтропического климатов, а *P. penetrans* характерен для растений, произрастающих в условиях умеренного климата. На равнинах последний вид распространен в бореальном и суббореальном поясах (Рысс, 1988). Соответственно *Pratylenchus brachyurus*, *P. coffeae* и *P. zeae* обнаружены в равнинных районах Вьетнама с тропическим климатом, а *P. penetrans* — в горном местечке Далат на высоте около 1500 м над уровнем моря, для которого характерен умеренный климат.

ЛИТЕРАТУРА

- Ерошенко А. С., Нгуен Нгок Тьяу, Нгуен Ву Тхань, Доан Кань. Паразитические фитонематоды северной части Вьетнама. — Л., 1985. 128 с.
Рысс А. Ю. Корневые паразитические нематоды семейства Pratylenchidae (Tylenchida) мировой фауны. — Л., 1988, 367 с.

S u m m a r y

Descriptions and illustrations of 4 *Pratylenchus* species and a key for identification of vietnamese *Pratylenchus* species are given. Distribution of *Pratylenchus* species depends on climate. *Pratylenchus penetrans* (which is recorded in Viet-Nam for the first time) is found in Dalat, the mountainous region with temperate climate. *P. brachyurus*, *P. coffeae* and *P. reae* are found in plain biotopes wiht moist tropical climate.

Т. С. Иванова, Т. М. Тебенкова

**ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА КОМПЛЕКСОВ
ВИДОВ ФИТОНЕМАТОД ПОДОТРЯДА TYLENCHINA,
ОБНАРУЖЕННЫХ В ЕСТЕСТВЕННЫХ БИОТОПАХ
ПАМИРО-АЛАЯ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ ТЕРРИТОРИЙ**

T. S. Ivanova, T. M. Tebenkova. Ecologic complexes of plant parasitic nematodes of the suborder Tylenchina found in natural habits of the Pamir-Alai mountains and its neighbourhood

Различные сочетания факторов окружающей среды в значительной степени оказывают влияние на видовой состав и численность фитопаразитических нематод в конкретных биоценозах. Особенно большое разнообразие таких сочетаний наблюдается в горных массивах, где рельеф в совокупности с природно-климатическими условиями накладывает глубокий отпечаток на приуроченность нематод к определенным биотопам. Материалом для экологической характеристики комплексов видов корневых фитопаразитических нематод подотряда Tylenchina послужили многолетние фаунистические исследования в горах Памиро-Алая (Таджикистан). Кроме того, материал был собран в пустыне Каракумы (Туркменистан) и Иссык-Кульской котловине (Киргизия). Количество проанализированных проб, взятых в естественных станциях, составляет 2734 почвенных и корневых образца.

Характерной особенностью фауны нематод дикорастущих растений Средней Азии является пестрота и гетерогенность ее состава. Это объясняется большим разнообразием почвенно-климатических условий, а следовательно, и растительного покрова. Паразитические нематоды, тесно связанные с растениями, составляют важный компонент биоценозов, выживание и устойчивое существование которых зависит от характера взаимодействия составляющих его популяций. Правильное понимание роли фитонематод в биоценозах позволяет давать некоторые прогнозы возможного их развития и вредоносности при определенных сельскохозяйственных мероприятиях.

Среди специфических требований условий существования нематод особое значение имеют гидротермические факторы среды их обитания, во многом определяющие границы видовых ареалов. Хотя каждому виду характерны свои особые требования к влаге и теплу, в природе они существуют в тех или иных сочетаниях,

члены которых предъявляют к гидротермическим факторам среды обитания более или менее сходные требования.

К настоящему времени проблема экологических комплексов видов фитонематод практически не разработана. В данной статье на основе собранного нами фактического материала и анализа особенностей распределения тиленхин по флороценотипам Памиро-Алая и сопредельных территорий (Иванова, 1981, 1987; Иванова, Тебенькова, 1985) сделана первая попытка выделить экологические комплексы видов нематод в зависимости от гидротермических условий среды их обитания.

Решение вопроса об экологических комплексах видов фитонематод имеет большое теоретическое значение, поскольку каждый такой комплекс соответствует определенной природно-климатической зоне и характеризует последнюю, являясь ее составной частью. Это имеет также и практическое значение в связи с возможностью прогнозирования перехода отдельных видов паразитических фитонематод из естественных биотопов на культурные посадки.

При выделении экологических комплексов видов фитонематод и для решения вопроса о принадлежности тех или иных таксонов тиленхин к определенному комплексу, помимо влияния гидротермических факторов, нами учитывались также почвенные условия и связь нематод с растениями-хозяевами. Следует отметить, что внешний облик установленных экологических комплексов тиленхин был определен не всеми, а лишь доминирующими видами. Последние характеризуются не только высокой частотой встречаемости в конкретных биотопах, но и приуроченностью к наиболее типичным представителям растений. Экологическая классификация видов нематод проведена с учетом тех комбинаций гидротермических факторов, которые характерны для обследованных районов Средней Азии.

Анализ условий существования тиленхин в биотопах с различной степенью влажности позволяет разделить их на следующие группы: ксерофилы, мезофилы, гигрофилы, эврибионты. В то же время по отношению фитонематод к термическому режиму среды обитания в пределах ксерофилов и гигрофилов установлены подгруппы. Ниже приводится характеристика экологических комплексов видов тиленхин, выделенных нами с учетом влияния на них факторов влажности и температуры.

К с е р о ф и л ы. Экологический комплекс видов фитопаразитических нематод, приуроченных к аридным условиям существования, т. е. к биотопам, в которых годовое количество атмосферных осадков не превышает 600 мм. В пределах Памиро-Алая и сопредельных территорий биотопы с низкой степенью увлажнения располагаются в долинах (за исключением незначительных по площади прибрежных речных участков), низкогорья и высокогорья. Перечисленные высотные зоны резко отличаются друг от друга по термическому режиму, в связи с этим по отношению к тем-

пературному фактору среды обитания комплекс видов тиленхин-ксерофилов разделен на мегатермных, мезотермных и микротермных ксерофилов.

1. Мегатермные ксерофилы. Этот экологический комплекс составляют виды тиленхин, приуроченные к биотопам с очень низкой степенью влажности при высоком термическом режиме. Такие местообитания расположены в долинной части Средней Азии на абсолютной высоте от 300 до 600 м над уровнем моря. Сумма положительных температур здесь составляет не менее 5000°, часто достигает 5500—6000°. Среднегодовая температура воздуха 14—17°, осадков выпадает 150—200 мм в год. Почвы представлены песчаными светлыми сероземами, рН составляет 8,5—9,0. В биотопах, характеризующихся такими гидротермическими и эдафическими условиями, развивается гиперксерофильная пустынная растительность с преобладанием различных видов кандымов, саксаулов, солянок, ферулы, полыни и др.

К экологическому комплексу мегатермных ксерофилов отнесены следующие виды экто- и эндопаразитических тиленхин: *Merlinius capitonis* Ivanova, 1983; *Scutylenchus sphaerocephalus* Ivanova, 1982; *S. variabilis* Ivanova et Schagalina, 1983; *Nagelus arenosus* Ivanova et Schagalina, 1983; *N. grandis* (Allen, 1955) Siddiqi, 1979; *N. elongatus* Ivanova et Schagalina, 1983; *Zygotylenchus guevarai* (Tobar Jiménez, 1963) Braun et Loof, 1966; *Pratylenchus allenii* Ferris, 1961; *Hexadorus deserticola* Ivanova et Schagalina, 1983; *Telotylenchus indicus* Siddiqi, 1960; *Meloidogyne turkestanica* Schagalina, Ivanova et Krall, 1985; *Heterodera oxiana* Kirjanova, 1962; *Bidera hordecalis* (Anderson, 1975) Krall et Krall, 1978; *Ephippiodera turcomanica* (Kirjanova et Schagalina, 1965) Schagalina et Krall, 1981; *Camelodera eremophila* Krall, Schagalina et Ivanova, 1988; *Criconemella heliophilus* Ivanova et Schagalina, 1986; *Hemicycliophora repetekensis* Krall, Ivanova et Schagalina, 1987.

Интересно отметить, что мегатермные ксерофилы в условиях пустынь Средней Азии приспособились к существованию в сильно засоленных почвах и являются галофильными видами.

Виды нематод, отнесенные к экологическому комплексу мегатермных ксерофилов, в процессе эволюции приспособились к короткому сроку цикла развития. Для отдельных видов установлен ранневесенний активный период развития, созревание протекает быстро, уже в мае обнаружены половозрелые самки (Шагалина, Иванова, Кралль, 1984). Следовательно, за непродолжительный период вегетации растений-хозяев мегатермные ксерофилы успевают произвести потомство, которое затем впадает в состояние анабиоза, что обусловливается полным отсутствием атмосферных осадков в летне-осенний период года, т. е. недостатком необходимого количества влаги. Однако при обводнении территории и использовании ее под сельскохозяйственные культуры мегатермные ксерофилы могут значительно увеличить число генераций в год

и тем самым привести к возрастанию степени вредоносности для их растений-хозяев.

Примером может служить вид *Hemicycliophora repetekensis*, который был обнаружен в естественных стациях пустыни Каракумы (Кралль, Иванова, Шагалина, 1987). Однако экспериментально доказано, что морфологически близкий вид из этого рода *H. arenaria*, обитающий в пустынных районах Калифорнии (США), может переходить с дикорастущих растений на цитрусовые, виноград и овощные культуры (McElroy, Van Gundy, 1967). Морфологическая близость и сходная экологическая приуроченность обоих видов нематод позволяют предполагать возможность аналогичного перехода *H. repetekensis* на культурные посадки при обводнении и освоении пустынных территорий Средней Азии.

Особый интерес представляет туркменская цистообразующая нематода *Ephippiodera turcomanica*, отнесенная нами к мегатермным ксерофилам. Эта нематода была описана по нескольким цистам, обнаруженным на хлопковом поле в Туркменистане (Кирьянова, Шагалина, 1965). В дальнейшем было установлено, что *E. turcomanica* не поражает ни один из сортов хлопчатника (Шагалина, Кралль, 1981), а в зону выращивания культурных растений попал при освоении пустынных участков, где ранее этот вид был широко распространен на многих эремофитных деревьях и кустарниках. Данный вид нематоды не поражает хлопчатник в связи с тем, что эта культура не является растением-хозяином, поскольку относится к семейству мальвовых, тогда как *E. turcomanica* паразитирует на представителях семейства маревых и иногда на гречишных. Тем не менее при наличии подходящего хозяина из числа культурных растений этот вид может оказаться серьезным паразитом при освоении пустынь.

Таким образом, мы считаем, что многие виды фитопаразитических нематод экологического комплекса мегатермных ксерофилов являются потенциально опасными для сельскохозяйственных культур, выращиваемых в долинной зоне Средней Азии.

2. Мезотермные ксерофилы. Экологический комплекс мезотермных ксерофилов сформировался под влиянием вегетационного периода. Биотопы, к которым приурочены мезотермные ксерофилы, располагаются на высоте до 1000—1500 м, а на склонах южной экспозиции — до 1800 м над уровнем моря. Сумма положительных температур здесь составляет 4200—4600°, среднегодовая температура воздуха 11°, осадков выпадает до 600 мм в год. Почвы представлены типичными сероземами и коричневыми карбонатными, рН составляет 7,7—7,9. К таким биотопам из растений-хозяев приурочены теплолюбивые гемиксерофитные жестколистные древесно-кустарниковые породы (миндаль, гранат, фисташка, чилон, сумах и др.), а также эфемеры и эфемероиды.

К мезотермным ксерофилам относятся следующие виды тиленихин: *Merlinius bavaricus* (Sturhan, 1966) Siddiqi, 1970; *M. microdorus* (Geraert, 1966) Siddiqi, 1970; *Amplimerlinius umbonatus*

Ivanova, 1982; *Rotylenchus pumilus* (Perry, 1959) Sher, 1961; *Helicotylenchus phalerus* Anderson, 1974; *Pratylenchus neglectus* (Rensch, 1924) Filipjev et Syhuurmans Stekhoven, 1941; *Heterodera amygdali* Kirjanova et Ivanova, 1975; *Criconemella similicrenata* (Cid del Prado, 1978) Luc et Raski, 1981.

Фитопаразитические нематоды экологического комплекса мезотермных ксерофилов в силу своей приуроченности к биотопам с недостаточной степенью влажности при высоком термическом режиме вегетационного периода представляют определенную опасность для посадок сельскохозяйственных культур (особенно плодово-ягодных), выращиваемых в условиях неполивного земледелия.

В настоящее время в республиках Средней Азии особое внимание уделяется расширению площадей под сады и виноградники за счет освоения предгорной зоны. Гидротермический режим биотопов, к которым приурочены мезотермные ксерофилы, близок к условиям произрастания богарных посадок, и, следовательно, виды фитопаразитических нематод этого экологического комплекса могут переходить на сельскохозяйственные культуры, выращиваемые в условиях неполивного земледелия. Из мезотермных ксерофилов в культурной зоне нами обнаружены *Rotylenchus pumilus* и *Pratylenchus neglectus*. Оба эти вида нематод зарегистрированы на богарных посадках плодово-ягодных культур, но не отмечены в поливной зоне.

3. М и к р о т е р м н ы е к с е р о ф и л ы. К экологическому комплексу микротермных ксерофилов относятся виды тиленхин, приуроченные к биотопам с низкой степенью увлажнения при низком термическом режиме. Такие местообитания расположены в зоне высокогорья, на гипсометрическом уровне выше 2700 м. Сумма положительных температур здесь меньше 2500°, среднегодовая температура воздуха от -2° до $+7^{\circ}$, осадков выпадает 250—350 мм в год. Почвы представлены коричневыми светлыми, рН составляет 6,7—6,9. Из растительных формаций в таких биотопах получают развитие арчовники с примесью эфедры и микротермных шиповников, а также типчаковые степи.

К микротермным ксерофилам относятся следующие виды тиленхин: *Helicotylenchus montanus* Tebenkova, 1983; *H. serenus* Siddiqi, 1963; *H. shakili* Sultan, 1981; *Criconemella reedi* (Diab et Jenkins, 1966) Luc et Raski, 1981.

Виды фитопаразитических нематод экологического комплекса микротермных ксерофилов приурочены к таким условиям, в которых сельскохозяйственные культуры в пределах республик Средней Азии не выращиваются, а потому нематоды этого экологического комплекса не могут иметь какого-либо практического значения.

М е з о ф и л ы. Экологический комплекс видов фитопаразитических нематод, приуроченных к биотопам со средней степенью увлажнения. Условия существования мезофилов характеризуют-

ся отсутствием периода пересыхания почвы, хотя некоторый недостаток влаги в летние месяцы проявляется. Осадков здесь выпадает от 700—800 мм до 1500—1800 мм в год. В Средней Азии биотопы с такой степенью увлажнения занимают зону среднегорья, термический режим которого более-менее однороден. Сумма положительных температур здесь составляет около 4000°, среднегодовая температура воздуха 8—9°. Почва представлена типичными коричневыми лесными, рН составляет 7,0—7,2. Тиленхины-мезофилы в пределах изучаемых районов не имеют подгрупп и представлены экологическим комплексом мезотермных мезофилов. В биотопах, к которым приурочены нематоды этого экологического комплекса, произрастают формации широколиственных лесов с преобладанием яблони Сиверса, ореха грецкого, афлатунии вязолистной, дикорастущего винограда и многочисленных видов шиповника, а также высокотравные полусаванны.

К мезофилам относятся следующие виды экто- и эндопаразитических тиленхин: *Merlinius gaudialis* (Izatullaeva, 1967) Tarjan, 1973; *Nagelus hexagrammus* (Sturhan, 1966) Siddiqi, 1979; *Rotylenchus alpinus* Eroshenko, 1976; *R. glabratus* Kankina et Tebenkova, 1980; *Helicotylenchus anhelicus* Sher, 1966; *H. dihystra* (Cobb, 1893) Sher, 1961; *H. platyurus* Perry, 1959; *Pratylenchus crenatus* Loof, 1960; *Pratylenchoides crenicauda* Winslow, 1958; *Meloidogyne caraganae* Schagalina, Ivanova et Krall, 1985; *Nothocriconemoides crenulatus* Ivanova, 1984; *Criconemella incrassata* (Raski et Golden, 1966) Luc et Raski, 1981; *Lobocriconema neoaxestum* (Jairajpuri et Siddiqi, 1963) de Grisse, 1967; *Paratylenchus neoamblycephalus* Geraert, 1965; *P. projectus* Jenkins, 1956.

Паразитические фитонематоды экологического комплекса мезотермных мезофилов обитают в биотопах, гидротермический режим которых наиболее благоприятен для произрастания древесно-кустарниковой растительности, в том числе и многочисленных дикорастущих плодово-ягодных пород. Сады и виноградники из всего горного профиля выращиваются в основном в этой зоне, причем с применением искусственной системы полива в наиболее засушливый летний период вегетации растений. Кроме того, здесь наблюдается стирание границ между дикорастущими и культурными плодово-ягодными растениями. В результате создаются благоприятные условия для перехода фитонематод-мезофилов из природных очагов на культурные посадки.

Среди тиленхин, отнесенных к экологическому комплексу мезофилов, заслуживает особого внимания галловая нематода *Meloidogyne caraganae*, описанная с караганы туркестанской (Шагалина, Иванова, Кралль, 1985). Известно, что большинство видов фитопаразитических нематод рода *Meloidogyne* имеют широкий круг растений-хозяев и являются крайне патогенными. Мы считаем, что обнаруженная галловая нематода под воздействием антропогенных факторов может стать опасным патогеном плодово-ягодных культур.

Не менее важное значение для сельского хозяйства республик Средней Азии имеют и другие виды тиленхин-мезофилов, которые при переходе на культурные посадки могут оказаться серьезными паразитами для возделываемых растений. К настоящему времени на плодово-ягодных культурах, выращиваемых в зоне среднегорья в условиях поливного земледелия, нами обнаружены 10 видов фитонематод экологического комплекса мезофилов.

Г и г р о ф и л ы. Экологический комплекс видов фитопаразитических нематод, приуроченных к биотопам с избыточным увлажнением за счет близких грунтовых вод. Высокая степень влажности в таких местообитаниях сохраняется в течение всего года. В пределах изучаемых районов Средней Азии биотопы с избыточным увлажнением расположены в поймах долинных и горных рек, термический режим этих местообитаний резко отличается. По отношению к температурному фактору виды тиленхин-гигрофилов разделены нами на мегатермных и мезотермных гигрофилов.

1. М е г а т е р м н ы е г и г р о ф и л ы. Экологический комплекс мегатермных гигрофилов сформировался в условиях избыточного увлажнения при высоком термическом режиме. Такие биотопы расположены в поймах долинных рек. Сумма положительных температур здесь более 5000°, среднегодовая температура воздуха 16—17°. Почва представлена супесчаными аллювиальными отложениями. В биотопах с таким гидротермическим и эдафическим режимом формируются тугайные растительные ассоциации с преобладанием лоха, тополя сизолистного (туранги), гребенщиков, соляноколосника, эриантуса, императы и др. Среди тиленхин экологического комплекса мегатермных гигрофилов нет холодоустойчивых видов, способных выживать в условиях более низкого термического режима, характерного для горной зоны.

К мегатермным гигрофилам относятся следующие виды тиленхин: *Tylenchorhynchus cristatus* Ivanova, 1983; *T. striatus* Allen, 1955; *Rotylenchus salinus* Tebenkova, 1982; *Helicotylenchus californicus* Sher, 1966; *Pratylenchus sudanensis* Loof et Yassin, 1971; *Criconemella parva* (Raski, 1952) de Grisse et Loof, 1965; *C. vallicola* (Ivanova, 1976) Ebsary, 1982; *Nothocriconemella cylindracea* Ivanova et Schagalina, 1986; *Paratylenchus uncinatus* Samibaeva, 1966.

В последние десятилетия по всей Средней Азии наблюдается массовая вырубка тугаев и отведение площадей, ранее занимаемых ими, под сельскохозяйственные культуры. При этом гидротермический режим практически не изменяется, поскольку при той же температуре сохраняется и высокая степень влажности за счет искусственного орошения. Все это способствует переходу фитонематод на культурные растения, причем в условиях поливного земледелия мегатермные гигрофилы могут стать опасными паразитами.

Примером может служить *Helicotylenchus californicus*, который по своим экологическим особенностям в естественной среде при-

урочен к биотопам с высокой влажностью и высокой температурой. Интересно отметить, что такая приуроченность его характерна не только для исследованных районов Средней Азии, но и для всех других регионов, где этот вид нематод зарегистрирован. Описан *H. californicus* из сырой песчаной почвы в ризосфере гребенщика, произрастающего по берегам р. Калифорния в США (Sher, 1966). В дальнейшем был обнаружен в различных южных странах, но всегда встречался в биотопах, расположенных вблизи водоемов (van den Berg, Heyns, 1975; van den Berg, Kirby, 1979). В Таджикистане этот вид, помимо тугаев, выявлен из прикорневой почвы винограда, выращиваемого на площадях, которые в недавнем прошлом были заняты пойменными лесами (тугаями). Численность *H. californicus* на винограде составляла 150—180 особей на 100 см³ почвы. Нет сомнения, что этот вид перешел на культурные посадки после раскорчевки тугаев.

Интерес представляет также вид *Pratylenchus sudanensis*, обнаруженный в корнях гребенщика в пойме р. Кафирниган. Этот вид был описан из Судана (Северная Африка), где он наносит большой вред посевам хлопчатника и сахарному тростнику (Loof, Yassin, 1971). В Таджикистане нами отмечен в естественной станции и представляет потенциальную опасность для хлопчатника, возделываемого на юге республики.

К настоящему времени из фитопаразитических нематод экологического комплекса мегатермных гигрофилов в культурной зоне Средней Азии, кроме *H. californicus*, зарегистрированы также *Criconemella vallicola* и *Paratylenchus uncinatus*.

2. Мезотермные гигрофилы. К этому экологическому комплексу относятся виды фитопаразитических нематод, приуроченные к биотопам с избыточным увлажнением при умеренном термическом режиме. Такие биотопы характерны для пойм рек в горных массивах Средней Азии. Сумма положительных температур здесь составляет 3000—4000°, среднегодовая температура воздуха 6—8°, почвы горно-луговые. В биотопах с такими гидро-термическими и эдафическими условиями развиваются растительные формации микротермных мелколистных горных лесов, слагаемые различными видами ивы, тополя, березы, дикой смородины, а также гидрофильные варианты чернолесья из шиповников и ореха. Из травянистой растительности наибольшее распространение получают мята, клевер, вероника и др.

К мезотермным гигрофилам относятся следующие виды тиленихин: *Nagelus leptus* (Allen, 1955) Siddiqi, 1979; *Rotylenchus ivanovae* Kankina et Tebenkova, 1980; *Helicotylenchus acutus* Tebenkova, 1983; *H. hydrophilus* Sher, 1966; *Pratylenchoides ivanovae* Ryss, 1980; *Meloidodera tianschanica* Ivanova et Krall, 1985; *Bursadiera longicollum* Ivanova et Krall, 1985; *Heterodera menthae* Kirjanova et Narbaev, 1977; *H. trifolii* Goffart, 1944; *Hemicycliophora salicis* Sofrygina, 1972; *Meloidoderita kirjanovae* Poghossian, 1966; *Nothocriconemella longula* (Gunhold, 1953) Ebsary, 1981.

Некоторые виды мезотермных гигрофилов являются потенциальными паразитами сельскохозяйственных растений, выращиваемых в зоне среднегорья в условиях поливного земледелия. Для богарных посадок тиленхины этого экологического комплекса не представляют опасности, так как для их развития необходимым условием является высокая степень влажности среды обитания. К настоящему времени из мезотермных гигрофилов на культурных растениях нами зарегистрировано 2 вида: *Rotylenchus ivanovae* и *Pratylenchoides ivanovae*.

Эврибионты. Комплекс видов фитопаразитических нематод, обладающих наиболее широкой экологической пластичностью по отношению к гидротермическому режиму среды обитания. Эврибионты могут нормально существовать как в условиях умеренной влажности, так и в биотопах с более низкой или высокой степенью увлажнения. Не оказывает значительного влияния на развитие нематод этого экологического комплекса и изменение термического режима.

В пределах изучаемых районов тиленхины экологического комплекса эврибионтов обитают в довольно широком диапазоне высот — от 800 м до 2500 м над уровнем моря. Также широк и диапазон климатических факторов: сумма положительных температур колеблется от 2800 до 4000°, среднегодовая температура — от 6 до 11°, количество атмосферных осадков — от 600 до 1800 мм в год. Эврибионты распространены в биотопах, где произрастают растительные формации, значительно отличающиеся друг от друга по своим фенологическим особенностям. Чаще всего эврибионты бывают приурочены к биотопам со смешанными растительными ассоциациями (шибляково-чернолесными, можжевельново-широколиственными и др.). Характерно, что большинство видов тиленхин этого экологического комплекса являются убиквистами.

К эврибионтам относятся следующие виды корневых тиленхин: *Tylenchorhynchus maximus* Allen, 1955; *Merlinius brevidens* (Allen, 1955) Siddiqi, 1970; *M. nothus* (Allen, 1955) Siddiqi, 1970; *Scutylenchus cylindricaudatus* (Ivanova, 1968) Siddiqi, 1971; *S. rugosus* (Siddiqi, 1963) Siddiqi, 1979; *Nagelus macrodens* (Allen, 1955) Siddiqi, 1979; *N. neohexagrammus* (Ivanova, 1978) Ivanova, 1982; *Paratrophurus hungaricus* Andrassy, 1973; *Rotylenchus fallorobustus* Sher, 1965; *R. unisexus* Sher, 1965; *Helicotylenchus canadensis* Waseem, 1961; *H. crassatus* Anderson, 1973; *H. digonicus* Perry, 1959; *H. indicus* Siddiqi, 1963; *H. vulgaris* Yuen, 1964; *Pratylenchus thornei* Sher et Allen, 1953; *Criconemella alticola* (Ivanova, 1976) Ebsary, 1982; *C. amorpha* (de Grisse, 1967) Luc et Raski, 1981; *C. annulata* (Cobb in Taylor, 1936) Luc et Raski, 1981; *C. antipolitana* (de Guiran, 1963) Luc et Raski, 1981; *C. curvata* (Raski, 1952) Luc et Raski, 1981; *C. informis* (Micoletzky, 1922) Luc et Raski, 1981; *C. kralli* (Ivanova, 1976) Luc et Raski, 1981; *C. xenoplax* (Raski, 1951) Luc et Raski, 1981; *Hemicycliophora subaolica* Jairajpuri et Baqri, 1973; *Paratylenchus nanus* Cobb, 1923.

В силу своей экологической пластичности в отношении гидротермического режима среды обитания нематоды-эврибионты являются наиболее опасной группой паразитов для сельскохозяйственных растений. К настоящему времени из 26 видов эврибионтов 21 зарегистрирован на культурных растениях и только 5 видов (*Merlinius nothus*, *Paratrophurus hungaricus*, *Rotylenchus fallorobustus*, *Criconemella amorpha*, *C. informis*) пока еще не обнаружены нами в агроценозах.

Большинство тиленхин-эврибионтов зарегистрировано как на богарных, так и на поливных посадках плодово-ягодных культур, выращиваемых в горной зоне, где расположены естественные очаги паразитических нематод этого экологического комплекса. Однако нами отмечено, что некоторые виды способны переходить на культуры, возделываемые не только в среднегорье, но и в долинах Средней Азии. К таким фитонематодам относятся *Helicotylenchus digonicus*, *H. vulgaris*, *Pratylenchus thornei*, *Criconemella antipolitana*, *C. xenoplax*.

Анализ соотношения выделенных нами различных экологических комплексов видов фитопаразитических нематод показал, что в пределах изучаемых районов Средней Азии наблюдается преобладание ксерофилов над мезофилами и гигрофилами, которые составляют 31,9%, 16,4%, 23,1% соответственно. Аридизация климата Средней Азии, отмечаемая за последний геологический период, является мощным фактором, ограничивающим распространение влаголюбивых видов нематод. •

Наряду с этим выявлено также достаточно большое число видов тиленхин, отнесенных нами к эврибионтам (28,6%), т. е. к экологическому комплексу наиболее пластичных в отношении гидротермического режима среды обитания видов фитопаразитических нематод. Следует однако отметить, что многие виды тиленхин-эврибионтов чаще были зарегистрированы в сухих местообитаниях, чем во влажных, т. е. представители этого экологического комплекса больше тяготеют к ксерофильным биотопам, чем к мезофильным.

Выделенные нами экологические комплексы видов нематод подотряда тиленхин являются первой попыткой их классификации, список которых при дальнейших исследованиях будет пополняться и во многих случаях уточняться.

ЛИТЕРАТУРА

- Иванова Т. С. Вертикальное распределение эктопаразитических нематод семейства Tylenchogynchidae в Центральном Памиро-Алае // Тез. докл. и совещ. «Первая конф. (IX совещ.) по нематодам растений, насекомых, почвы и вод» (16—18 сент. 1981 г.) — Ташкент, 1981. — С. 149—151.
- Иванова Т. С. Вертикально-зональное распределение эктопаразитических нематод надсемейства Criconematoidea (Taylor, 1936) Gegaert, 1966 в Таджикистане // Паразитические нематоды растений в Таджикистане. — Душанбе: Дониш, 1987. — С. 3—14.

- Иванова Т. С., Тебенькова Т. М. Опыт изучения вертикально-зонального распределения эктопаразитических нематод семейств Tylenchogynchidae и Hoplolaimidae в Памиро-Алае как пример экологических исследований в естественных биоценозах // Принципы и методы экологической фитонематологии.— Петрозаводск: Карелия, 1985.— С. 78—90.
- Кирьянова Е. С., Шагалина Л. М. Туркменская цистообразующая нематода — *Heterodera turcomanica* Kirjanova et Schagalina, sp. nov. (Nematodes: Heteroderidae) // Изв. АН ТуркмССР, сер. биол. наук, 1965.— № 6.— С. 73—75.
- Краль Э. Л., Иванова Т. С., Шагалина Л. М. Новый вид нематоды — *Hemicycliophora repetekensis* sp. nov. (Nematoda: Hemicycliophoridae) из пустыни Каракумы // Изв. АН Туркм. ССР, сер. биол. наук, 1987.— № 4.— С. 77—79.
- Шагалина Л. М., Иванова Т. С., Краль Э. Л. Паразитические нематоды растений в пустынях Средней Азии // Проблемы почвенной зоологии. Тез. докл. VIII Всесоюзн. совещ. Кн. 2.— Ашхабад, 1984.— С. 154—155.
- Шагалина Л. М., Иванова Т. С., Краль Э. Л. Два новых вида галловых нематод рода *Meloidogyne* (Nematoda: Meloidogynidae) — паразиты древесно-кустарниковой растительности // Изв. АН ЭстССР, биология, 1985.— Т. 34, № 4.— С. 279—288.
- Шагалина Л. М., Краль Э. Л. Новый род цистообразующих нематод *Ehippiodera* gen. n. и переописание вида *Heterodera turcomanica* Kirjanova et Schagalina, 1965 (Nematoda: Heteroderidae) // Изв. АН ЭстССР, биология.— 1981.— № 3.— С. 182—192.
- Berg van den E., Heyns J. South African Hoplolaiminae. 4. The genus *Helicotylenchus* Steiner, 1945 // Phytophylactica, 1975.— Vol. 7.— P. 35—52.
- Berg van den E., Kirby M. F. Some spiral nematodes from the Fiji Islands (Hoplolaimidae: Nematoda) // Phytophylactica, 1979.— Vol. 11.— P. 99—109.
- Loof P. A. A., Yassin A. M. Three new plant-parasitic nematodes from the Sudan, with notes on *Xiphinema basiri* Siddiqi, 1959 // Nematologica, 1971.— Vol. 16, N 4.— P. 537—546.
- McElroy F. D., Gundy S. D. van. The sheath nematode // California Citrograph, 1967.— Vol. 52, N 9.— P. 379—384.
- Sher S. A. Revision of the Hoplolaiminae (Nematoda). VI. *Helicotylenchus* Steiner, 1945 // Nematologica, 1966.— Vol. 12, N 1.— P. 1—56.

Summary

Ecologic complexes of the Middle Asia plant parasitic nematodes are revealed: xerophils (31.9% of species): 1) megathermic, 2) mesothermic, 3) microthermic; mesophils (16.4% of species), hygrophils (23.1% of species): 1) megathermic, 2) mesothermic; euryoecic (28.6% of species). It is demonstrated that some important plant parasite species can pass from natural plants to agricultural plants, when the ecologic conditions are similar in agrocenosis and in natural habits of these species.

С. Э. Спиридонов

**ВОЛОСАТИКИ (NEMATOMORPHA)
РОДА PARACHORDODES CAMERANO, 1897 СРЕДНЕЙ АЗИИ**

S. E. Spiridonov. Nematomorphs of the genus Parachordodes Camerano, 1897 of Central Asia

Основы систематики волосатиков были заложены Л. Камерано. Для представителей этой группы, характеризующихся наличием вилки у самца, отсутствием постклоакальной складки и паразитированием в наземных жуках, им был создан род *Parachordodes* Camerano, 1897. Мюллер (Müller, 1927) выделил из его состава род *Gordionus* G. W. Müller, 1927, представители которого имели лишь один тип ареол. Гейнце (Heinze, 1935) выделил еще один род — *Paragordionus* Heinze, 1935, характеризующийся двумя типами ареол и выходом пор в межареолярных бороздках между крупными темноокрашенными ареолами (ареолы II типа). Учитывая описания близких родов, Гейнце (Heinze, 1935, 1941) дал диагноз *Parachordodes* sensu stricto, приведенный ниже.

Parachordodes Camerano, 1897

Parachordodinae. Тело постепенно утолщается за калотой, оконечность головного конца уплощенная; по крайней мере, самцы с двумя типами ареол: меньшими, плоскими, с не всегда четкими границами, и крупными темноокрашенными, с порой посередине. В межареолярных бороздках шипики. Субклоакальные поля щетинок у самцов не заходят на кутикулу с ареолами, всегда четко ограничены. За клоакой и на долях вилки бугорки.

Типичный вид *Parachordodes tolosanus* (Dujardin, 1842)

Предложенная Гейнце (Heinze, 1941) определительная таблица охватывала только паракордодесов Центральной Европы и основывалась в основном на признаках строения самцов, поскольку самки имеют более бедную по строению кутикулу и лишены хвостовой вилки. Мы предлагаем определительную таблицу для волосатиков рода *Parachordodes*, основанную также на особенностях строения самцов, в которую не включен вид *Parachordodes maculatus* (Linstow, 1883) с недостаточно полным описанием. В нашем распоряжении не было также описаний 2 видов паракордодесов, сделанных японскими исследователями Инуэ и Фукуи.

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНАЯ ТАБЛИЦА ВИДОВ РОДА *PARACHORDODES* ПО ОСОБЕННОСТЯМ СТРОЕНИЯ КУТИКУЛЫ САМЦОВ

- 1(6) Ареолы II типа не имеют прилегающих к ним с боков темноокрашенных ареол меньшего размера (дополнительных).
- 2(5) Шипики в межареолярных бороздках имеются.
- 3(4) Ареолы II типа с перетяжкой в месте расположения поры. В межареолярных бороздках 2 правильных ряда шипиков
Parachordodes gemmatus (Villot, 1894)
- 4(3) Ареолы II типа без перетяжки, овальные. В межареолярных бороздках шипики разбросаны беспорядочно, не образуя 2 рядов
Parachordodes tolosanus (Dujardin, 1842)
- 5(2) Шипики в межареолярных бороздках отсутствуют. На поверхности ареол крупные зерновидные выступы
Parachordodes lestici Heinze, 1935
- 6(1) Дополнительные ареолы имеются.
- 7(10) Дополнительные ареолы серповидные или охватывают ареолу II типа единым кольцом.
- 8(9) Ареола II типа охвачена единым кольцом дополнительной ареолы. Границы ареол I типа неразличимы, по поверхности кутикулы беспорядочно разбросаны шипики
Parachordodes arndti Heinze, 1935
- 9(8) Лишь у половины ареол II типа имеются дополнительные серповидные ареолы, не охватывающие ее кольцом. Границы ареол I типа неразличимы, шипиками на поверхности кутикулы выделяются овальные участки
Parachordodes modestus sp. n.
- 10(7) Дополнительные ареолы округлые.
- 11(14) Дополнительные ареолы не образуют вокруг центральной замкнутый венчик.
- 12(13) К центральной ареоле II типа, имеющей неправильно полигональную форму прилегают в 2—4 местах дополнительные ареолы. Ареолы I типа овальные с ровными границами
Parachordodes pustulosus Baird, 1853
- 13(12) К центральной ареоле II типа, имеющей прямоугольные очертания прилегают только с боков (вдоль продольной оси тела) дополнительные ареолы. Ареолы I типа с волнистыми краями
Parachordodes magnus sp. n.
- 14(11) Дополнительные ареолы образуют вокруг центральной замкнутый венчик.
- 15(16) Дополнительные ареолы плотно примыкают к центральной. В межареолярных бороздках до 2—3 рядов шипиков
Parachordodes sciacchitanoi Heinze, 1935
- 16(15) Между ареолой II типа и дополнительными остается заметная бороздка.
- 17(18) В межареолярных бороздках шипики расположены одним правильным рядом
Parachordodes speciosus (Janda, 1894)
- 18(17) В межареолярных бороздках шипики разбросаны беспорядочно
Parachordodes propareolatus Heinze, 1935

Parachordodes propareolatus Heinze, 1935 (рис. 1,1; рис. 2, вклейка)

Киргизская ССР, Алайский хребет, Шакимардан, ♂ ($n=2$)*: $L=67, 81$; ♀ $L=87$ (№ 858)**. Узбекская ССР, Яккобаг, ♂ $L=226$; ♀ ($n=3$): $L=147, 172, 283$ (№ 903). Таджикская ССР, плато Руидашт, ♂ ($n=4$) (2 особи повреждены, без головных концов): $L=92, 127$ (№ 955). Таджикская ССР, Анзоб, ♂ ($n=2$): $L=88, 102$ (№ 961). Киргизская ССР, Тору-Айгыр, ♂: $L=152$ (№ 1082). Узбекская ССР, Кзылсуйский горно-арчевый заповедник, ♂ ($n=5$): $L=79-105$ (90); ♀: $L=255$ (собственные сборы).

* Длина дана в мм, все остальные измерения в микрометрах.

** Указаны номера препаратов коллекции Зоологического института АН СССР.

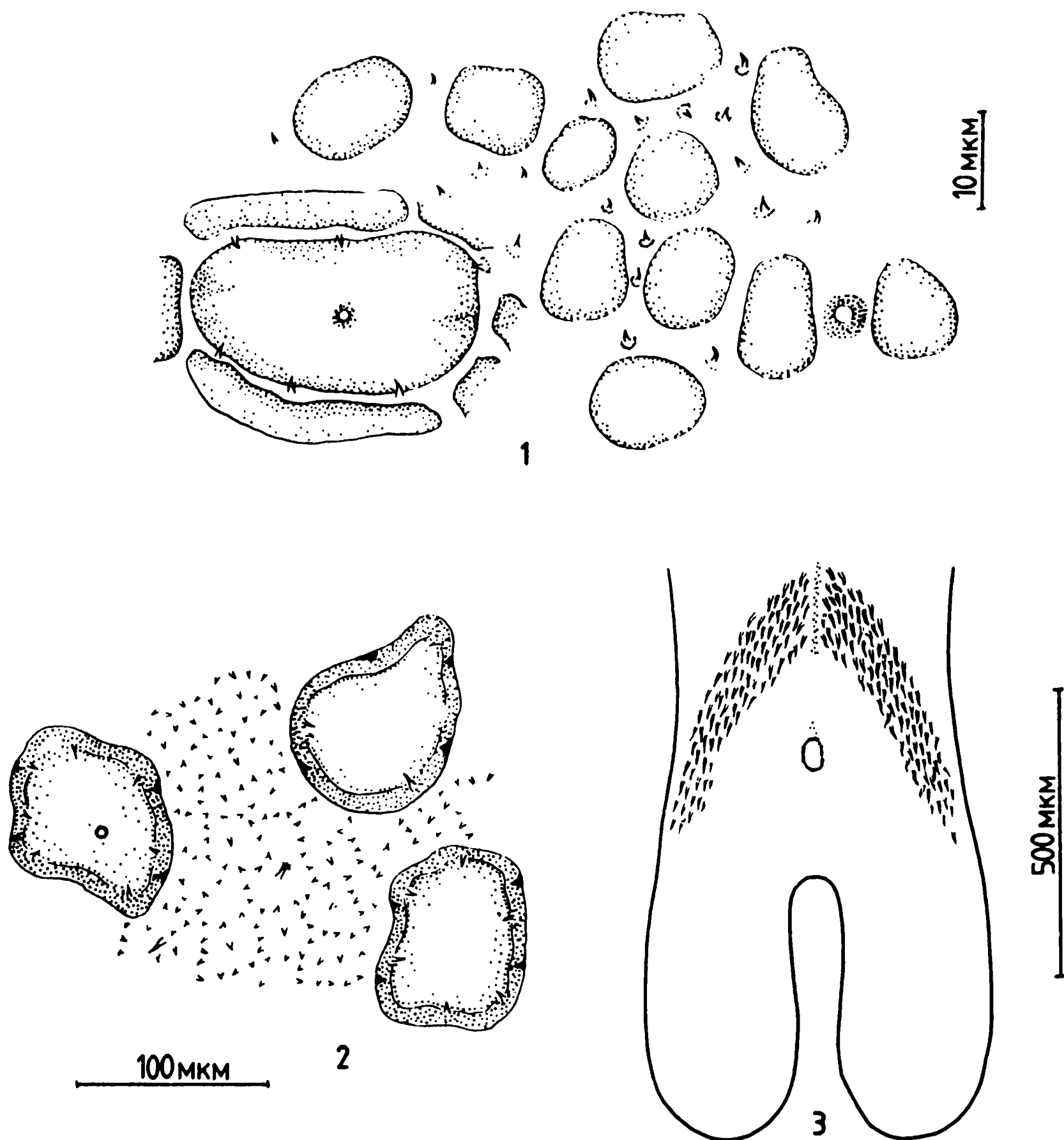


Рис. 1. *Parachordodes propareolatus* (1), *P. arndti* (2, 3):
1, 2 — поверхность кутикулы, 3 — хвостовая вилка

Fig. 1. *Parachordodes propareolatus* (1), *P. arndti* (2, 3):
1, 2 — cuticular surface, 3 — male tail

Волосатики коричневого цвета, покрытые темными пятнами (ареолы II типа). Передняя оконечность (калотта) светлоокрашенная, диаметром 200—250. Максимальный диаметр самцов — 700—800, самок — до 2000.

Большую часть поверхности кутикулы покрывают ареолы I типа — невысокие бугорки округлой формы, отделенные друг от друга бороздками, на дне которых видны шипики высотой 1—3. Редко в бороздках сидят более мощные шипики высотой до 7. Иногда в бороздку открывается тонкий проток, устье которого окружено темным кольцом. Пара ареол I типа, примыкающая к такому протоку, иногда окрашена более интенсивно. Ареолы II типа

вытянуты поперек продольной оси тела, несут пору в центре и окружены дополнительными ареолами, образующими темноокрашенный венчик. Дополнительные ареолы имеют максимальную высоту вблизи бороздки, отделяющей их от центральной ареолы, на дне которой располагаются крупные шипы, нависающие над поверхностью.

Хвостовая вилка самцов со сведенными долями длиной 400. Клоака находится в 100—150 от места бифуркации. Субклоакальные поля заходят на боковую сторону тела.

З а м е ч а н и я . Первоначально *P. propareolatus* был описан Гейнце (Heinze, 1935) из Средней Азии из пункта под названием «Новый Маргилан» в окрестностях Пржевальска. Хозяин остался неизвестным. Все относящиеся к виду *P. propareolatus* волосатики коллекции ЗИН АН СССР были также собраны в горных районах Средней Азии. Обнаруженные нами *P. propareolatus* обитали в очень коротком ручье, вытекающем из родника на гребне обрыва р. Кзыл-Су и впадающего в нее через несколько десятков метров. Дно ручья было глинистым или образовывалось впадинами в скале. Волосатики *P. propareolatus* были единственными крупными беспозвоночными в этом ручье. Кроме них, обнаруживались водные жуки, личинки насекомых. В одной из 7 особей жуков-медляков *Blaps sp.*, собранных у ручья, была обнаружена личинка волосатика *Parachordodes sp.* Единственное упоминание о хозяине на этикетках *P. propareolatus* из ЗИН АН СССР относится к препарату № 1082 — волосатик вышел из жужелицы *Prosodes rugulosus*.

Parachordodes arndti Heinze, 1935 (рис. 1, 2, 3)

Таджикская ССР, плато Руидашт, ♀ $L=223$ (№ 955).

Темноокрашенный волосатик с плотно расположенными пятнами — ареолами II типа. Светлоокрашенная калотта диаметром 200. Максимальный диаметр — 850, диаметр на уровне клоаки — 480.

Ареола I типа неразличимы — всю поверхность кутикулы занимают беспорядочно разбросанные шипики высотой 1. Иногда над поверхностью выступает более мощный шип высотой до 5—6, или светопреломляющий столбчатый выступ с венчиком шипиков на вершине. Крупные ареолы II типа расположены очень плотно — на боковых сторонах тела удалены друг от друга на расстояние, не превышающее их поперечника. Размеры центральной (несущей пору) ареолы II типа — $135-155 \times 110-135$. В бороздке между центральной и дополнительной ареолами шипики высотой 2—3.

Длина долей хвостовой вилки — 560. Клоака находится в 160 от места бифуркации. От клоакального отверстия вперед по медиовентральной линии, а также назад по центральной линии долей отходят темные полосы. Субклоакальные поля не смы-

каются, разделенные темной полоской, и на боковые стороны тела не заходят.

Вид *P. arndti* был описан Гейнце по самцу и самкам. Данные о типовом местонахождении исчерпываются словами «Акса́й, Зап. Туркестан». Описанный нами экземпляр сходен с голотипом-самцом по строению хвостовой вилки и по отсутствию ареол I типа.

Parachordodes magnus Spiridonov sp. n. (рис. 3, 1, 2)

Голотип ♂ $L=238$ (№ 856).

Светлоокрашенный волосатик. Калотта не отличается по цвету от остальной поверхности, несколько вытянута поперек продольной оси тела — ширина 270. Максимальный диаметр — 800—900 (нормальное круглое сечение тела искажено из-за обезвоживания при фиксации). Диаметр тела на уровне клоаки — 550.

Ареолы I типа $6-9 \times 4-5$, вытянуты поперек продольной оси тела. Межареолярные бороздки на боковых и спинной сторонах шириной 1,5—2, на брюшной — около 1. Шипики в межареолярных бороздках $2 \times 4-5$, зажатые между ареолами I типа. Иногда в межареолярной бороздке открывается пора. Ареолы II типа расположены близко друг к другу, прямоугольных очертаний. К их сторонам, вытянутым вдоль тела, примыкают дополнительные ареолы, не всегда четко отделенные. Между дополнительными ареолами и на границе их с ареолой II типа сидят шипики. Иногда ареолы II типа смыкаются.

Длина долей хвостовой вилки — 850. Клоака в 150 от места бифуркации. Субклоакальные поля смыкаются на среднебрюшной линии, состоят из шипиков высотой до 35, на боковые стороны тела не заходят.

Д и ф ф е р е н ц и а л ь н ы й д и а г н о з. Кроме признаков строения кутикулы, выведенных в определительную таблицу, укажем также на такие отличительные особенности *P. magnus* sp. n., как крупные размеры хвостовой вилки, смыкание субклоакальных полей щетинок перед клоакой.

Самки и хозяин неизвестны.

Типовое местонахождение Казахская ССР, окрестности Алма-Аты, лето 1921 г.

Parachordodes modestus Spiridonov sp. n. (рис. 3, 3, 4)

Голотип ♂ $L=74$ (№ 1086).

Волосатик очень темной окраски. Калотта темная, диаметром 140. Максимальный диаметр — 480, на уровне клоаки — 280.

Границы ареол I типа неразличимы. Располагающиеся рядами на поверхности шипики высотой около 2,5 выделяют овальные участки размерами 20×10 , вытянутые поперек продольной оси

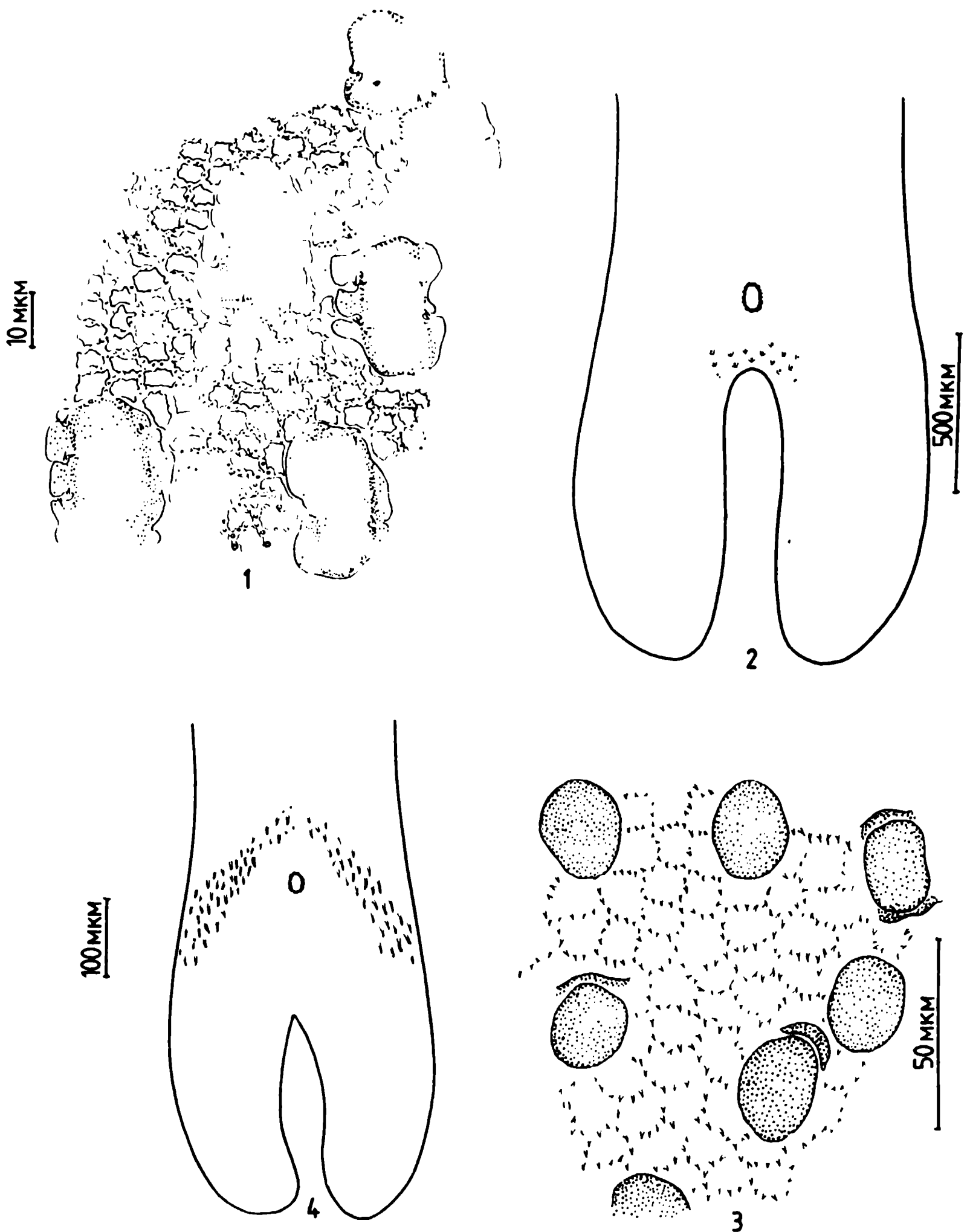


Рис. 3. *Parachordodes magnus* sp. n. (1, 2), *P. modestus* sp. n. (3, 4):
1, 3 — поверхность кутикулы, 2, 4 — хвостовая вилка

Fig. 3. *Parachordodes magnus* sp. n. (1, 2), *P. modestus* sp., n. (3, 4):
1, 3 — cuticular surface, 2, 4 — male tail

тела. Ареолы II типа овальные, максимальным поперечником 30—32. К их переднему или заднему концу примыкают дополнительные ареолы в виде серпа или валика с уплощенными оконечностями.

Длина долей хвостовой вилки — 220. Клоака находится в 150 от места бифуркации. Субклоакальные поля из немногочисленных длинных (до 25) щетинок, достигают боковых сторон тела.

Д и ф ф е р е н ц и а л ь н ы й д и а г н о з Кроме характерных особенностей в строении кутикулы, *P. modestus* sp. n. отличается небольшими размерами хвостовой вилки, субклоакальными полями из небольшого числа щетинок.

Самки неизвестны.

Типовой хозяин *Ophonus calcea* Tus. (Carabidae, Coleoptera).

Типовое местонахождение. Казахская ССР, Целиноградская область, Ерментаусский район, июнь 1971 г.

Коллекции волосатиков, хранящиеся в музеях, составлены в основном эпизодическими сборами, обычно единичными особями. Это не позволяет оценить размах внутривидовой изменчивости строения кутикулы или хвостовой вилки у волосатиков, поэтому мы считаем оправданным описание в качестве новых форм лишь экземпляров, разительно отличающихся от уже известных видов.

ЛИТЕРАТУРА

Müller G. W. Über Gordiaceen. // Zeitschrift Morphol. Ökol. der Tiere, 1927.— Bd. 7, N 3—4.— S. 134—219.

Heinze K. Über das Genus *Parachordodes* Camerano 1897 nebst allgemeinen angaben über die Familie Chordodidae. // Zeitschrift für Parasitenkunde, 1935.— Bd. 7, N 6.— S. 657—678.

Heinze K. Saitenwürmer oder Gordioidea (Nematomorpha) // Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeresteile. Teil. 39. Würmer oder Vermes /Ed. F. Dahl. Jena: Gustav Fisher Verlag, 1941.— Bd. 3.— S. 1—78.

Summary

Parachordodes magnus sp. n. is distinguished by densely arranged large pore-bearing areoles (second type areoles) which are rectangular in shape and joined by small additional areoles of dark colour on lateral sides. Male tail fork has 850 mkm lobes. *Parachordodes modestus* sp. n. is characterized by very un conspicuous borders between first type areoles and elliptical second type areoles with crescent-like additional ones on anterior and (or) posterior margins. Descriptions of *Parachordodes arndti* and *P. propareolatus* are also given. Diagnosis and a key to the genus *Parachordodes* are proposed.

А. В. Шошин

НОВЫЕ ВИДЫ БАЙКАЛЬСКИХ НЕМАТОД СЕМЕЙСТВ DIPLOGASTERIDAE И DIPLOGASTEROIDIDAE

A. V. Shoshin. New nematode species of the families
Diplogasteridae and Diplogasteroididae from the Baikal Lake

При исследовании фауны свободноживущих нематод бухты Песчаной на озере Байкал были обнаружены несколько новых видов червей из родов *Koerneria* Meyl, 1960 (сем. Diplogasteridae) и *Goffartia* Hirschmann, 1952 (сем. Diplogasteroididae). Типовые экземпляры хранятся в коллекции Зоологического института АН СССР.

Koerneria lupata Shoshin, sp. n. (рис. 1)

Голотип ♂ (№ А-4063): $L=1280^*$, $a=33.6$, $b=4.0$, $c=9.2$, $c^1=5.5$, $st=18 \times 19$, $NR=56\%$, $spic=30$, $gub=18$.

Паратипы ♀ $L=1570$, $a=47.4$, $b=4.3$, $c=9.2$, $V=52.6$, $c^1=8.5$, $st=20 \times 25$, $NR=60\%$.

♂ ($n=5$): $L=1320-1500$ (1390), $a=45.4-55.6$ (49.0), $b=3.8-4.6$ (4.1), $c=9.2-10.0$ (9.7), $c^1=4.9-6.1$ (5.4), $st=18-19 \times 20-21$, $NR=57-62$ (58)%, $spic=25-30$, $gub=15-18$.

С а м к а Тело стройное. Кутикула кольчатая, на поверхности несет продольные ряды палочковидных склероций. Головной конец закругленный, шириной 25, ротовое отверстие диаметром 5. Губные папиллы щетинковидные, длиной 5. Рабдионы стомы очень тонкие, про- и мезорабдионы слиты. Хейлостома чрезвычайно обширная. Хейлорабдионы несут продольную исчерченность, прорабдионы — диагональную. Зубы крупные, изогнутые, тонкие. Дорсальный зуб на апикальном конце несет дополнительный зубчик, базальный вырост выражен слабо. Правый субвентральный зуб тонкий, серповидно изогнутый. Левая субвентральная пластинка развита чрезвычайно мощно и представлена 3 когтевидными, изогнутыми к центру стомы зубцами. Телостома обширная, округлая, субвентральные телорабдионы несут в основании шаровидные утолщения. Амфид диаметром 13 лежит на уровне середины телостомы. Общая длина пищевода 366. Длина корпуса

* Все измерения даны в микрометрах.

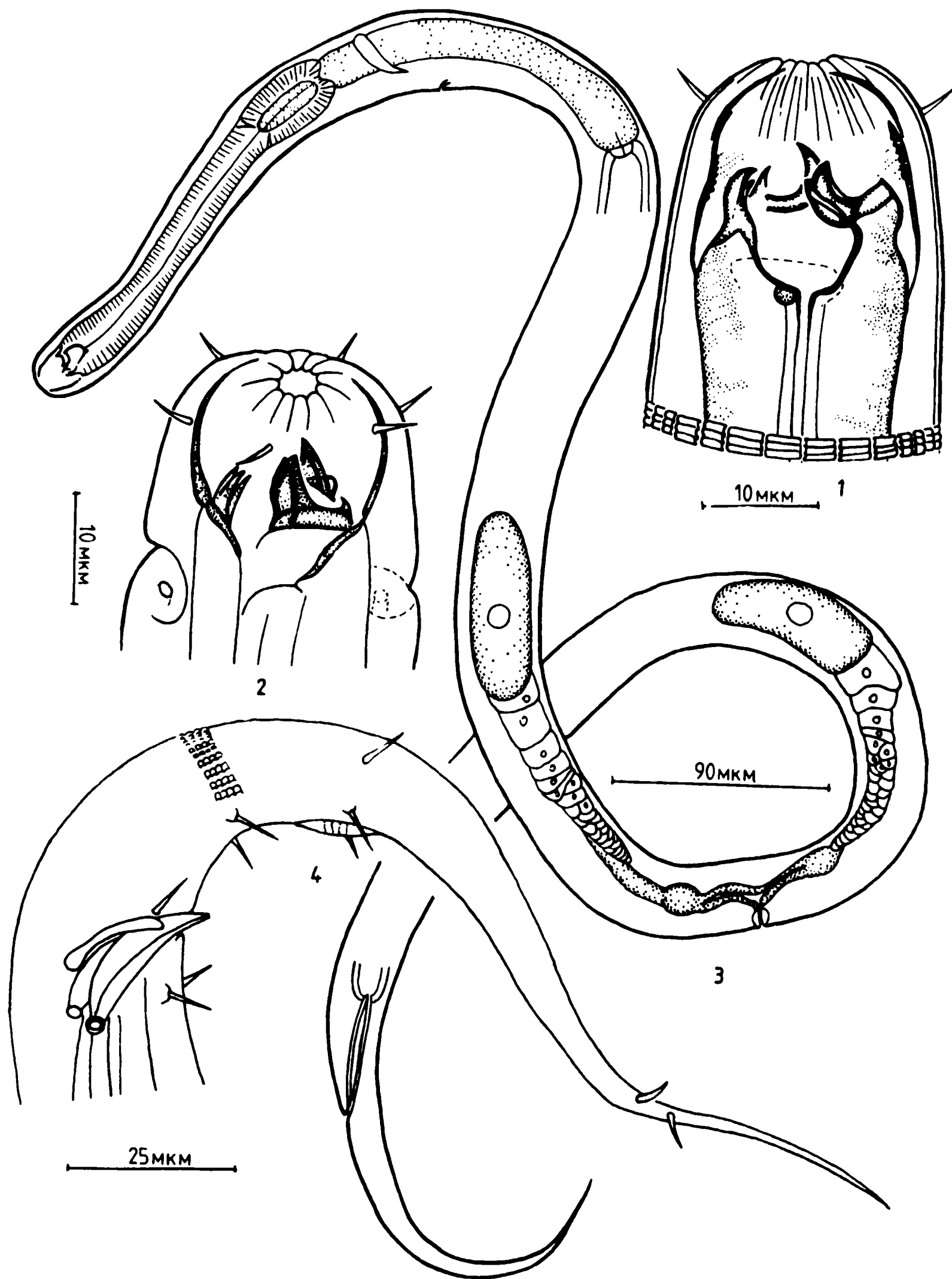


Рис. 1. *Koerneria lupata* sp. n.:

1, 4 — самец (голотип): 1 — головной конец латерально; 4 — хвост; 2, 3 — самка: 2 — головной конец дорсально; 3 — общий вид

Fig. 1. *Koerneria lupata* sp. n.:

1, 4 — male (holotype): 1 — anterior end, lateral view; 4 — tail; 2, 3 — female: 2 — anterior end, dorsal view, 3 — general shape

пищевода 213, истмус в 1.4 раза короче, что составляет 42% общей длины пищевода. Проток экскреторной железы лежит на уровне первой трети длины истмуса. Длина гонад 225—260. Хвост тонкий, конический, длиной 170. Терминус заостренный.

С а м е ц Диаметр головного конца 20—23, диаметр амфида 10—13. Общая длина пищевода 320—375 (346), длина корпуса пищевода 175—203 (192), истмус в 1.2—1.3 раза короче, что составляет 43—46% общей длины пищевода. Самцы несут 6 пар щетинковидных половых папилл, рудиментарная бурса имеется. Спикулы толстые, слегка изогнутые, на проксимальном конце несут головчатое утолщение. Длина хвоста 135—150 (140).

Д и ф ф е р е н ц и а л ь н ы й д и а г н о з Наиболее близок виду *K. ruricola* (Gagagin, 1983), но имеет стому иной формы, более длинный пищевод и более короткий хвост.

Обнаружен на глубине 10 м на крупном заиленном песке.

Название *lupata* (лат.— с волчьими зубами) дано в связи с очень большой стомой, вооруженной крупными зубами.

Koernèria pantolaba Shoshin, sp. n. (рис. 2)

Голотип ♂ (№ А-4064): $L=1710$, $a=44.9$, $b=5.5$, $c=11.8$, $c^1=5.2$, $st=13 \times 13$, $NR=68\%$, $spic=35$, $gub=20$.

Паратипы ♀ ($n=3$): $L=1760-1960$ (1850), $a=39.1-45.7$ (41.7), $b=5.2-5.8$ (5.5), $c=9.3-9.7$ (9.5), $V=49.3-52.2$ (50.7), $c^1=6.2-6.3$ (6.3), $st=13-15 \times 13-15$, $NR=63-65$ (64) %.

♂ ($n=7$): $L=1450-1850$ (1660), $a=36.4-54.9$ (45.1), $b=5.1-5.6$ (5.3), $c=8.8-10.5$ (9.4), $c^1=5.1-5.6$ (5.4), $st=13-15 \times 13-15$, $NR=67-69$ (68) %, $spic=35-40$, $gub=18-20$.

С а м к а Тело стройное. Кутикула кольчатая с продольными рядами палочковидных склероций. Головной конец закругленный, шириной 20—23, ротовое отверстие диаметром 10—12 окружено валиком кутикулы. Губные папиллы щетинковидные, длиной 3.5. Рабдионы очень тонкие. Хейлорабдионы несут продольную исчерченность, дистальные концы хейлорабдионов образуют 12 лопастей, но они не выступают из ротового отверстия, оставаясь внутри околоротового валика кутикулы. Прорабдионы несут диагональную исчерченность и четко отделены от мезорабдионов. Зубы мощные, имеют хорошо выраженные базальные выросты, дорсальный зуб на апикальном конце несет заметный дополнительный зубчик. Зубчики на левой субвентральной двулопастной пластинке выражены слабо. Телостома мелкая, коническая, субвентральные телорабдионы несут шаровидные утолщения. Амфид диаметром 10 лежит несколько ниже уровня основания телостомы. Общая длина пищевода 305—348 (333). Длина корпуса пищевода 175—203 (192), истмус в 1,4 раза короче, что составляет 41—43% общей длины пищевода. Проток экскреторной железы расположен на уровне середины истмуса. Длина гонад 290—370, хвост конический, длиной 188—203 (194), терминус заостренный.

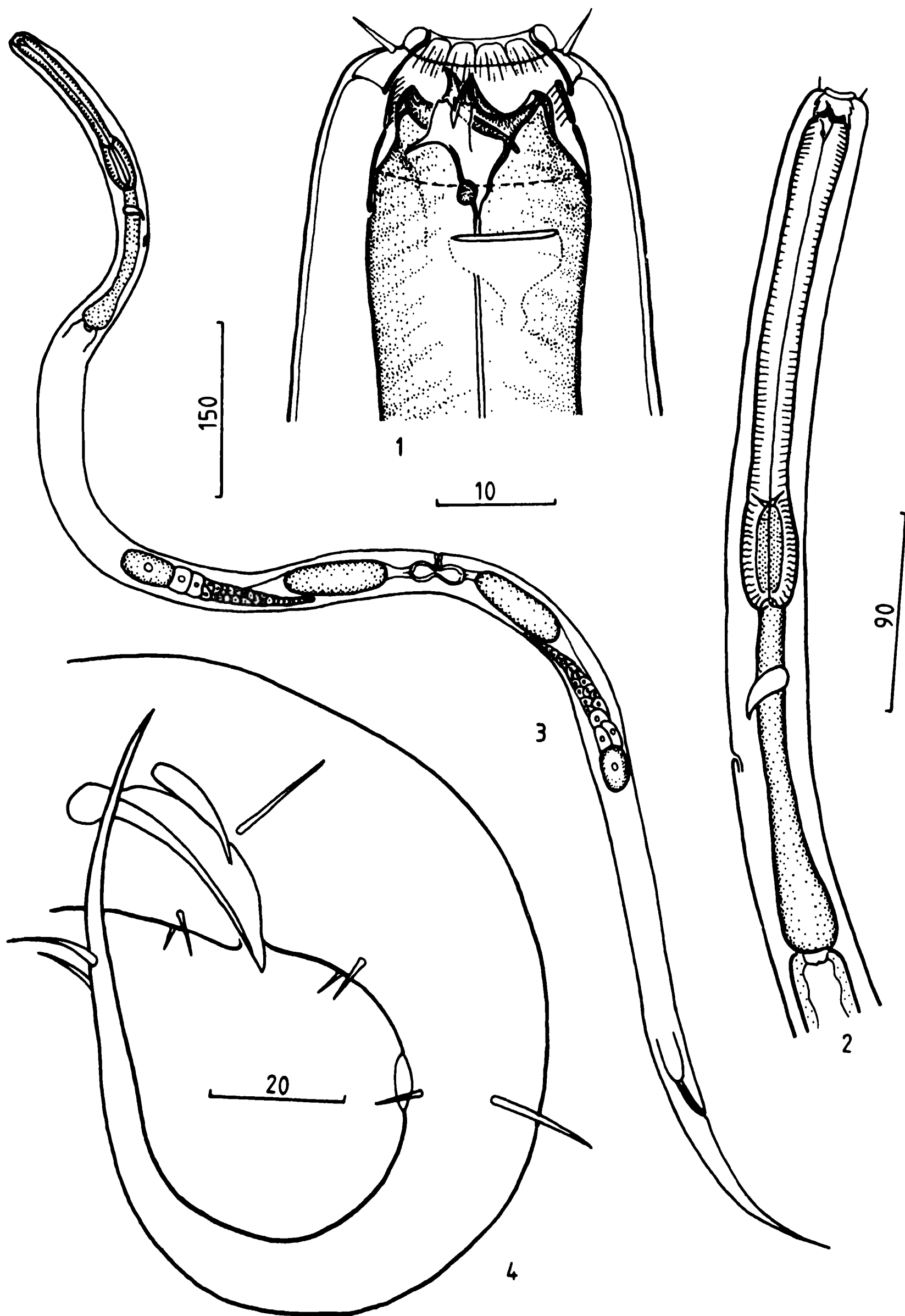


Рис. 2. *Koerneria pantolaba* sp. n.:

1, 2, 4 — самец (голотип): 1 — головной конец латерально; 2 — трофико-сенсорный отдел; 4 — хвост;
3 — общий вид самки

Fig. 2. *Koerneria pantolaba* sp. n.:

1, 2, 4 — male (holotype): 1 — anterior end, lateral view; 2 — trophic-sensory part; 4 — tail; 3 — female general shape

С а м е ц . Ширина головного конца 20—23, диаметр амфида 10—13. Общая длина пищевода 278—343 (311), длина корпуса пищевода 173—205 (187), истмус в 1,4—1,5 раза короче, что составляет 40—42% общей длины пищевода. Самцы несут 6 пар щетинковидных половых папилл, рудиментарная бурса имеется. Спиккулы толстые, слабо изогнутые, на проксимальном конце несут головчатые утолщения. Длина хвоста 160—200 (190).

Д и ф ф е р е н ц и а л ь н ы й д и а г н о з . Наиболее близок виду *K. ruricola* (Gagagin, 1983), отличаясь от него более длинными губными папиллами, низким расположением амфида, более длинными спиккулами.

Обнаружен на глубине 10 м на крупном заиленном песке.

Название *pantolaba* (греч.— все хватающий) в связи с хорошо развитой стомой.

Koerneria mordax Shoshin, sp. n. (рис. 3)

Голотип ♂ (№ А-4065): $L=1000$, $a=30.4$, $b=4.8$, $c=7.3$, $c^1=5.5$, $st=10 \times 10$, $NR=69\%$, $spic=30$, $gub=18$.

Паратипы ♀ ($n=2$): $L=1060-1130$ (1100), $a=26.6-28.3$ (27.5), $b=4.7-4.8$ (4.8), $c=6.6-7.1$ (6.9), $V=51.2-51.8$ (51.1), $c^1=6.5-8.5$ (7.6), $st=10 \times 10$, $NR=70-74$ (72) %.

♂ : $L=990$, $a=28.2$, $b=4.8$, $c=7.7$, $c^1=4.6$, $st=10 \times 10$, $NR=70\%$, $spic=30$, $gub=20$.

С а м к а Тело стройное. Кутикула в передней части тела кольчатая, на уровне первой трети корпуса пищевода кольчатость становится заметно меньшей и на уровне кардия исчезает. Поверхность кутикулы орнаментирована продольными рядами двучечных склероций. Головной конец закругленный, шириной 18. Губные папиллы маленькие, щетинковидные, длиной 1.5—2. Диаметр ротового отверстия около 6. Дистальные концы хейлорабдионов выступают из ротового отверстия наружу, образуя венчик из 12 лопастей, каждая из которых имеет высоту 1.5—2 и ширину 2—2,5. Хейлорабдионы несут изнутри продольную исчерченность. Прорабдионы диагональной исчерченности не имеют. Про- и мезорабдионы отчетливо отделены друг от друга. Дорсальный зуб мощный, на апикальном конце имеет дополнительный зубчик. Правый субвентральный зуб крупный, но тонкий, серповидный. Левая субвентральная пластинка двухлопастная, на каждой лопасти имеется по 4 очень мелких зубчика. Телостома узкая, коническая, субвентральные телорабдионы в нижней части несут крупные шаровидные утолщения. Амфид диаметром 5 лежит на уровне основания телостомы. Общая длина пищевода 226—235 (231), длина корпуса пищевода 143—155, истмус в 1,8 раза короче, что составляет 36% общей длины пищевода. Проток экскреторной железы открывается примерно на уровне середины истмуса. Гонады длиной 150—200 с довольно длинными загибами. Хвост плавноконический, длиной 150—170 (160).

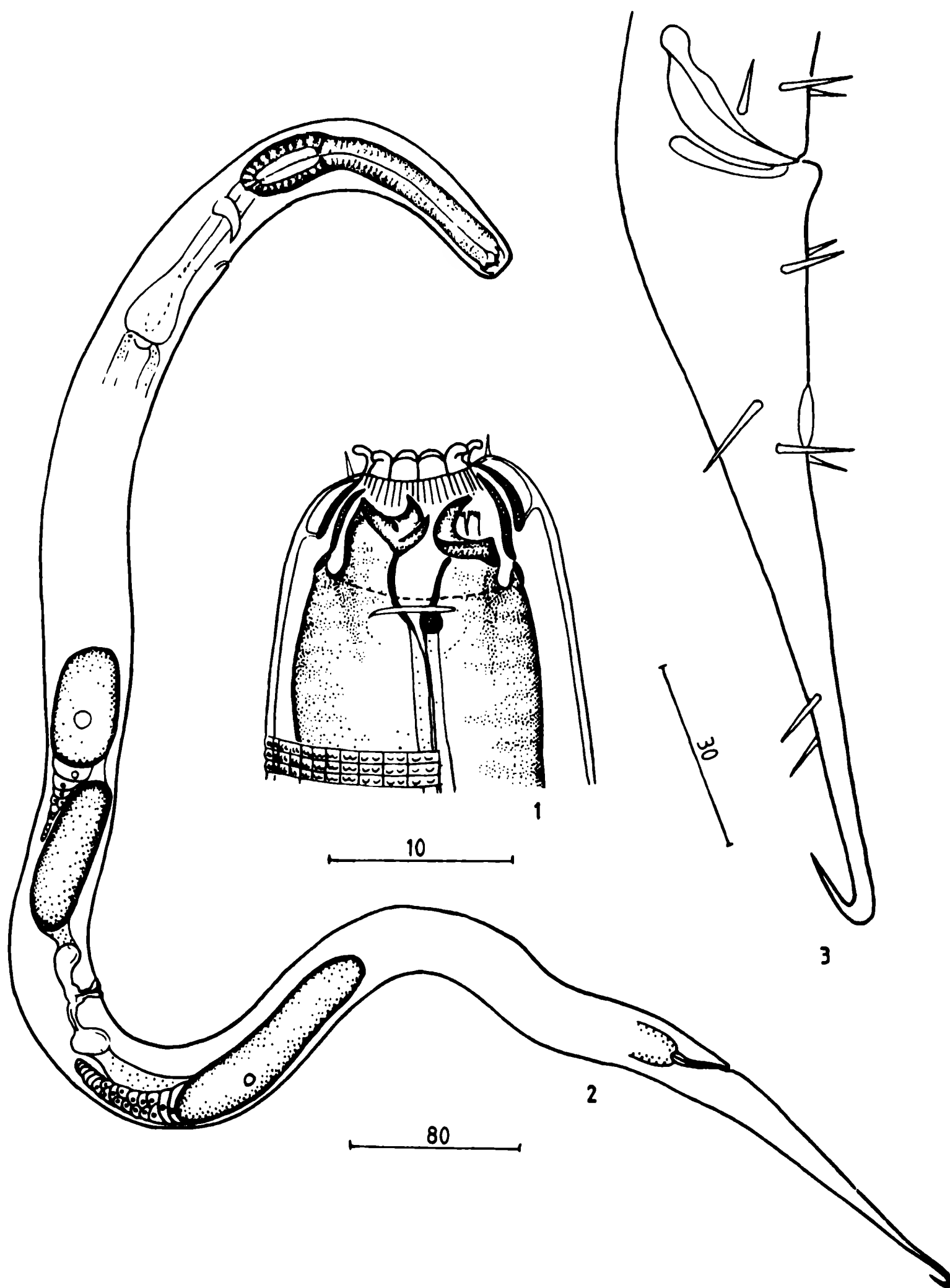


Рис. 3. *Koerneria mordax* sp. n.:

1, 3 — самец (голотип): 1 — головной конец латерально; 3 — хвост; 2 — общий вид самки

Fig. 3. *Koerneria mordax* sp. n.:

1, 3 — male (holotype): 1 — anterior end, lateral view; 3 — tail; 2 — female general shape

С а м е ц Диаметр головного конца 15, диаметр амфида 5—6. Общая длина пищевода 205—211 (208), длина корпуса пищевода 130—133 (132), истмус в 1.7 раза короче, что составляет 37% общей длины пищевода. Самцы несут 6 пар щетинковидных половых папилл, рудиментарная бурса имеется. Спиккулы толстые, слегка изогнутые, с проксимальным головчатым утолщением. Длина хвоста 128—138 (133).

Д и ф ф е р е н ц и а л ь н ы й д и а г н о з Наиболее близок виду *K. ivanegai* (Gagarin, 1983), отличаясь от него несколько большей длиной пищевода, заметно большей длиной хвоста.

Обнаружен на глубине 8 м, наилок с камней.

Название *mordax* (лат.— кусающаяся) дано в связи со строением стомы.

Koerneria regia Shoshin, sp. n. (рис. 4, 1—4)

Голотип ♂ (№ А-4066): $L=1740$, $a=45.8$, $b=4.8$, $c=7.0$, $c'=6.6$, $st=20 \times 20$, $NR=75\%$, $spic=38$, $gub=20$.

С а м е ц . Очень стройный червь. Кутикула кольчатая, с продольными рядами палочковидных склероций. Головной конец резко обрубленный, шириной 25, ротовое отверстие окружено головными буграми. Губные папиллы имеют вид мощных щетинок длиной 6, в своем основании они несут по 2 щетинковидных выроста. Диаметр ротового отверстия 10. Хейлорабдионы несут мелкую продольную исчерченность, дистальные концы хейлорабдионов выступают из ротового отверстия, образуя венчик из 21 тонкой изогнутой лопасти, шириной около 1 и высотой 3 каждая. Прорабдионы несут диагональную исчерченность и резко отделяются от мезорабдионов. Дорсальный зуб мощный, дополнительный зубчик на апикальном конце не выражен. Правый субвентральный зуб по размерам не уступает дорсальному. Базальные выросты у зубов выражены слабо. Левая субвентральная двулопастная пластинка очень широкая, несет на каждой лопасти по 6 хорошо выраженных зубчиков. Телостома узкая, коническая, дорсальный телорабдион толстый, субвентральные заметно тоньше и несут по шаровидному утолщению. Амфид диаметром 10 расположен на уровне верхней части телостомы. Общая длина пищевода 365, длина корпуса пищевода 245, истмус в 2 раза короче, что составляет 33% общей длины пищевода. Проток экскреторной железы открывается на уровне первой трети длины истмуса. Самец несет 6 пар щетинковидных половых папилл, причем пара клоакальных и вторая пара каудальных щетинок очень длинные (40 и 30 соответственно). Последняя пара папилл расположена близко к терминусу хвоста и при длине 25 выступает за его окончание. Рудиментарная бурса имеется. Спиккулы слегка изогнутые, толстые, проксимальная головка у спиккул выражена слабо. Хвост тонкий, длиной 250. Терминус закругленный.

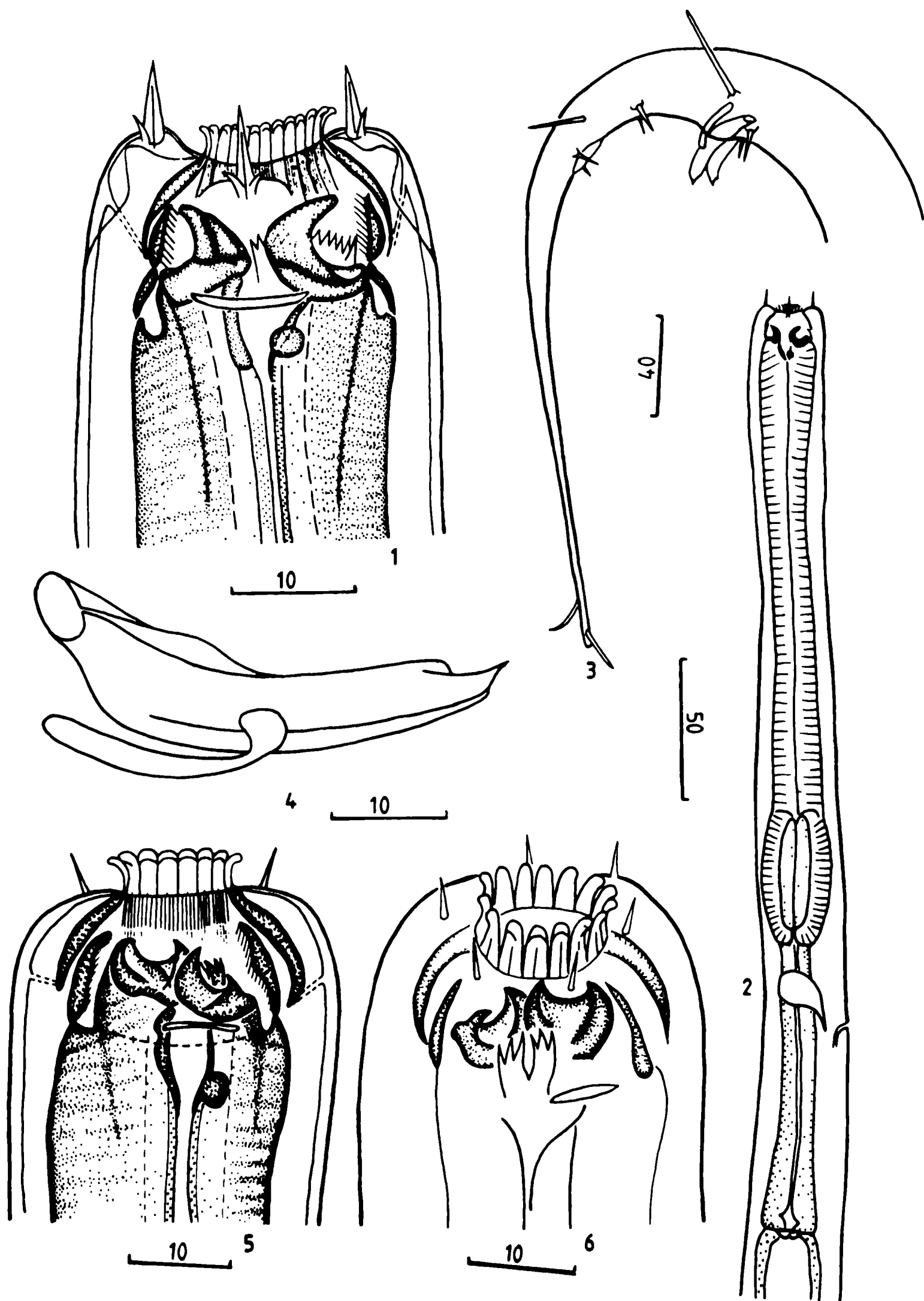


Рис. 4. *Koerneria regia* sp. n. (1—4), *Koerneria baicalensis* (Tsalolichin, 1972) (5, 6):

1—5 — самец (1—4 — голотип): 1, 5 — головной конец латерально; 2 — трофико-сенсорный отдел; 3 — хвост; 4 — спикула и рулек; 6 — голова самки

Fig. 4. *Koerneria regia* sp. n. (1—4), *Koerneria baicalensis* (Tsalolichin, 1972) (5—6):

1—5 — male (1—4 — holotype); 1, 5 — anterior end, lateral view; 2 — trophic-sensory part; 3 — tail; 4 — spicula and gubernaculum; 6 — female anterior end

Д и ф ф е р е н ц и а л ь н ы й д и а г н о з . Наиболее близок виду *K. angaraensis* (Gagarin, 1983) от которого отличается заметно большими губными папиллами, большим диаметром амфида, большей абсолютной и относительной длиной пищевода и хвоста.

Обнаружен на глубине 2,30 м на мелком заиленном песке.

Название *regia* (лат.— царская) дано за удивительную красоту червя.

Koerneria baicalensis (Tsalolichin, 1972) Shoshin, comb. n.
(рис. 4, 5—6)

Цалолихин, 1972: с. 1562, рис. 2 (*Eudiplogaster*).

Цалолихин, 1980: с. 93, рис. 81 (*Eudiplogaster* (= *Mononchoides*)).

З а м е ч а н и я . Воронкообразная телостома с шаровидными утолщениями на субвентральных рабдионах указывает на принадлежность этого вида роду *Koerneria*, а не роду *Mononchoides*, для представителей которого характерна призматическая телостома без утолщений на рабдионах. Со времени первого описания (Цалолихин, 1972) вид *K. baicalensis* не упоминался в сводках по видам родов *Mononchoides* (Гагарин, 1983) или *Koerneria* (Ebsary, 1986), что, скорее всего, связано с недостаточно подробным описанием вида. Ниже дается более полное описание этого вида по материалам, собранным автором в бухте Песчаной с глубин 5 и 10 м.

♀ ($n=7$): $L=1260-1590$ (1460), $a=22.2-26.2$ (24.2), $b=4.4-4.7$ (4.5), $c=7.3-8.8$ (8.2), $V=51.0-56.2$ (52.6), $c'=5.0-7.8$ (5.5), $st=19-23 \times 20-25$, $NR=77-83$ (80) %.

♂: $L=1260$, $a=23.8$, $b=5.0$, $c=8.7$, $c'=3.8$, $st=15 \times 14$, $NR=84\%$, $spic=40$, $gub=20$.

С а м к а Кутикула в передней части тела кольчатая; далее, примерно на уровне первой трети корпуса пищевода, кольчатость становится заметно меньшей. Кутикула орнаментирована продольными рядами палочковидных склероций (22—24 ряда). Головной конец резко обрублен, шириной 25—33 (27). Головные папиллы щетинковидные, длиной 3—5. Диаметр ротового отверстия 8—10. Рабдионы стомы очень толстые. Хейлорабдионы несут изнутри продольную исчерченность, дистальные концы хейлорабдионов выступают наружу из ротового отверстия, образуя венчик из 15 изящно изогнутых лопастей высотой 3—4 и шириной около 2 каждая. Про- и мезорабдионы слиты, несут тонкую диагональную исчерченность. Зубы чрезвычайно мощные, их базальные выросты мало уступают по размерам апикальной части зуба. Дорсальный зуб не имеет в апикальной части дополнительного зубчика. Левая субвентральная двулопастная пластинка несет на каждой лопасти по 3 тонких зубчика. Телостома узкая, коническая, дорсальный телорабдион очень толстый, субвентральные заметно тоньше и несут в нижней части шарообразные утолщения. Амфид диаметром 5—6 расположен на уровне верхней части телостома. Общая длина

пищевода 280—360 (320), длина корпуса 200—240 (230), истмус примерно в 2,5 раза короче, его длина не превышает 29% общей длины пищевода. Проток экскреторной железы открывается на уровне верхней трети истмуса. Гонады длиной 280—290. Хвост конический, длиной 140—190 (179). Терминус заостренный.

С а м е ц . Диаметр головного конца 23. Общая длина пищевода 253. Длина корпуса 188, истмус в 2,9 раза короче, что составляет 26% общей длины пищевода. Самец несет 6 пар половых папилл, рудиментарная бурса имеется. Спикулы толстые, слегка изогнутые. Длина хвоста 145.

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНАЯ ТАБЛИЦА ВИДОВ РОДА KOERNERIA ИЗ ВОДОЕМОВ СССР

- 1(14) Дополнительный зубчик на апикальном конце дорсального зуба имеется.
2(7) Самцы имеют рудиментарную бурсу.
3(4) Дистальные концы хейлорабдионов выступают из ротового отверстия и образуют венчик. *K. mordax* sp. n.
4(3) Дистальные концы хейлорабдионов не выступают из ротового отверстия.
5(6) Ротовое отверстие окружено валиком кутикулы. Хейлостома имеет обычное строение. *K. pantolaba* sp. n.
6(5) Валика кутикулы вокруг ротового отверстия нет. Хейлостома чрезвычайно обширная. *K. lupata* sp. n.
7(2) У самцов рудиментарной бursy нет.
8(9) Длина тела менее 1 мм *K. ivanegai* (Gagarin, 1983)
9(8) Длина тела более 1.4 мм.
10(11) Истмус пищевода в 2 раза короче корпуса *K. angaraensis* (Gagarin, 1983)
11(10) Истмус пищевода не более чем в 1,5 раза короче корпуса.
12(13) Губные папиллы длиной 4.7—5.0 *K. strenua* (Gagarin, 1983)
13(12) Губные папиллы длиной 1.0—1.2 *K. ruricola* (Gagarin, 1983)
14(1) Дополнительного зубчика на апикальном конце дорсального зуба нет.
15(16) Истмус пищевода более чем в 2.5 раза короче корпуса. Длина хвоста не превышает 200 *K. baicalensis* (Tsalolichin, 1972)
16(15) Истмус пищевода только в 2 раза короче корпуса. Длина хвоста 250 *K. regia* sp. n.

Goffartia praepilata Shoshin, sp. n. (рис. 5)

Голотип ♂ (N A-4067): $L=920$, $a=57.5$, $b=4.5$, $c=7.1$, $c'=10.0$, $st=13 \times 1.5$, $NR=65\%$, $spic=22$, $gub=6$.

Паратипы ♀ ($n=7$): $L=930-1020$ (940), $a=28.2-55.9$ (43.8), $b=4.0-5.2$ (4.8), $c=5.6-6.8$ (6.5), $V=48.5-57.4$ (50.8), $c'=9.6-13.9$ (11.8), $st=13-15 \times 1.5-2.0$, $NR=63-68$ (65) %.

С а м к а Кутикула кольчатая, несет продольные ряды округлых склероций. Головной конец тонкий, округлый, шириной 3.5—4. Губные папиллы щетинковидные, длиной 1.5—2. Хейлостома слабо кутикулизована. Простомы цилиндрическая или слегка расширяющаяся в средней части. Метастомы не несут онхов, телостомы выражены очень слабо. Амфид диаметром 4 расположен на уровне середины простомы. Общая длина пищевода 176—210 (195),

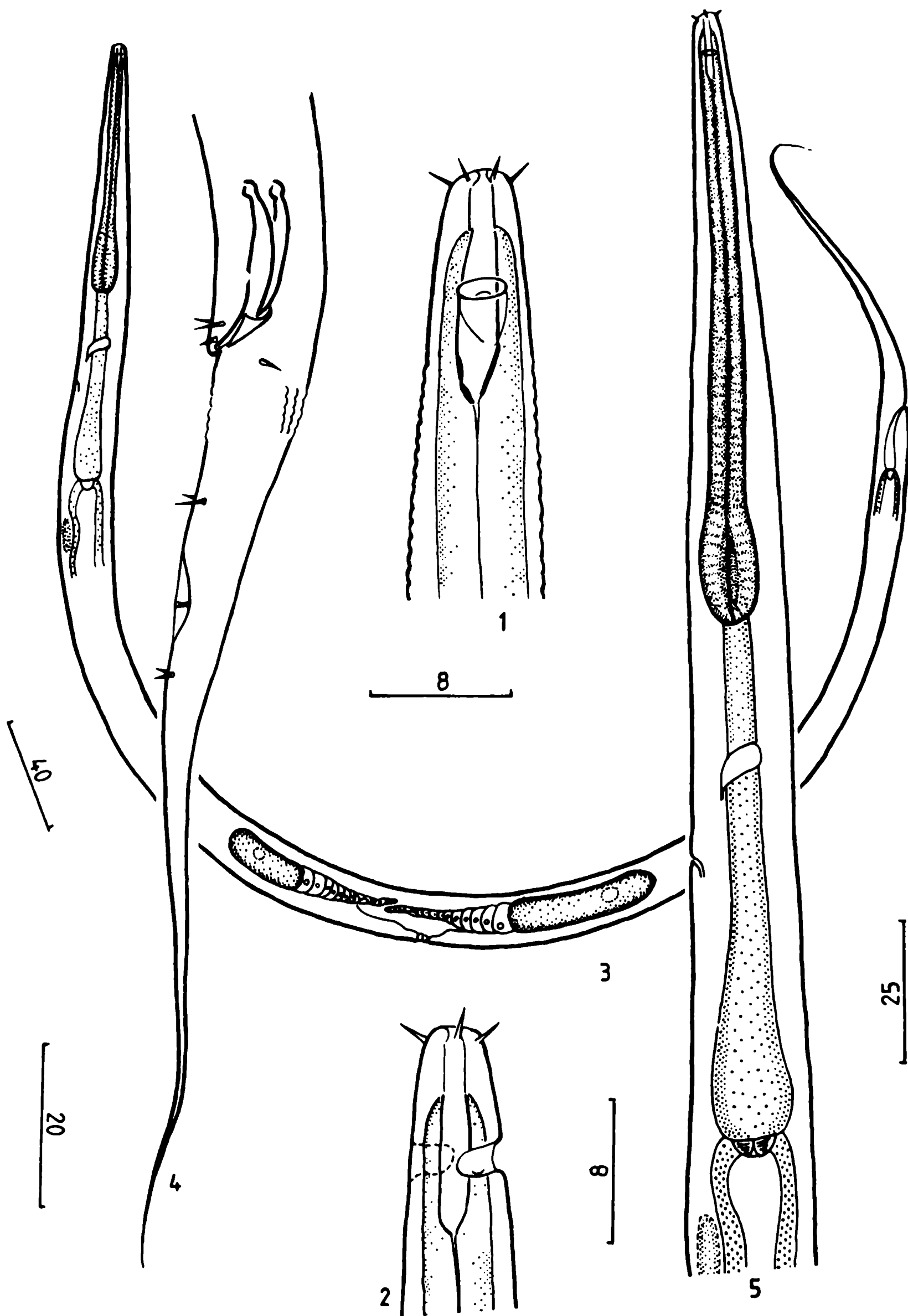


Рис. 5. *Goffartia praepilata* sp. n.:

1, 4, 5 — самец (голотип): 1 — головной конец латерально; 4 — хвост; 5 — трофико-сенсорный отдел;
2, 3 — самка: 2 — головной конец дорсо-латерально; 3 — общий вид

Fig. 5. *Goffartia praepilata* sp. n.:

1, 4, 5 — male (holotype): 1 — anterior end, lateral view; 4 — tail, 5 — trophic-sensory part; 2, 3 — female:
2 — anterior end, dorso-lateral view; 3 — general shape

длина корпуса 98—115 (109), истмус в 1.1—1.4 раза короче, что составляет примерно 45% длины пищевода. Проток экскреторной железы лежит на уровне середины истмуса. Гонады парные, обращенные, причем каждый загиб яичника достигает вагины или заходит за нее. Длина гонад 70—115 (86). Хвост тонкий, длиной 125—153 (144). Терминус нитевидный.

С а м е ц. Длина пищевода 205, длина корпуса 110, истмус в 1.2 раза короче, что составляет 46% длины пищевода. Самец несет 5 (?) пар половых папилл, спикеры тонкие, изогнутые, на проксимальном конце имеют небольшие головчатые утолщения. Длина хвоста 130.

Д и ф ф е р е н ц и а л ь н ы й д и а г н о з. Описываемый вид наиболее близок виду *G. variabilis* (Micoletzky, 1922), от которого отличается наличием щетинковидных губных папилл, большей длиной пищевода, у нового вида корпус пищевода несколько длиннее истмуса, тогда как у *G. variabilis* — наоборот.

Обнаружен на глубине 10 м на крупном заиленном песке.

Название *praepilata* (лат.— заостренная спереди, остроконечная) дано по форме переднего конца тела червя.

Кроме описанного вида, род *Goffartia* в настоящее время содержит 3 валидных вида.

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНАЯ ТАБЛИЦА ВИДОВ РОДА *GOFFARTIA* МИРОВОЙ ФАУНЫ

- 1(6) Губные папиллы очень короткие, плохо заметные. Корпус пищевода по длине равен истмусу или короче.
2(5) Хвост нитевидный, s^1 не менее 18. Спикеры не длиннее 16 мкм.
3(4) Длина корпуса пищевода равна длине истмуса. Длина спикер 14—16 мкм.
G. heteroceri Hirschmann, 1952
4(3) Корпус пищевода заметно короче истмуса. Длина спикер 10 мкм.
G. africana (Micoletzky, 1915)
5(2) Хвост не нитевидный, $s^1 = 10—16$. Длина спикер 21—26 мкм.
G. variabilis (Micoletzky, 1922)
6(1) Губные папиллы щетинковидные, их длина около половины диаметра головы. Корпус пищевода длиннее истмуса *G. praepilata* sp. n.

Автор выражает глубокую признательность С. Я. Цалолихину за помощь в работе.

ЛИТЕРАТУРА

- Гагарин В. Г. Новые виды рода *Mononchoides* (Diplogasteridae) // Зоол. журн., 1983.— Т. 62, вып. 1.— С. 25—31.
Цалолихин С. Я. Новые виды свободноживущих нематод из озера Байкал // Зоол. журн., 1972.— Т. 5, вып. 10.— С. 1559—1567.
Цалолихин С. Я. Свободноживущие нематоды Байкала.— Новосибирск, 1980. 120 с.
Ebsary B. A. *Mononchoides andersonia* n. sp. and two new species of *Koerneria* (Nematoda: Diplogasteridae) // Canad. J. Zool., 1986.— Vol. 64.— P. 2012—2020.

Summary

Descriptions and illustrations for four species of the genus *Koerneria* Meyl, 1960, one species of the genus *Goffartia* Hirschmann, 1952 and redescription of species *Koerneria baicalensis* (Tsalolichin, 1972) comb. n. found in the Baikal Lake are given. *K. lupata* sp. n. is characterized by very extensive cheilostoma. *K. pantolaba* sp. n. is closely related to *K. ruricola* (Gagarin, 1983) but differs from it by more longer labial papillae and spicules and more lower position of amphid. *K. mordax* sp. n. differs from *K. ivanegai* (Gagarin, 1983) by more longer oesphagus and tail. *K. regia* sp. n. is closely related to *K. angaraensis* (Gagarin, 1983) but has more longer labial papillae, oesphagus and tail. *Goffartia praepilata* sp. n. differs from all known species by more longer labial papillae.

Keys to aquatic species of the genus *Koerneria* found in different water bodies of the USSR and to species of the genus *Goffartia* are given.

С. Я. Цалолихин

РЕДКИЕ И НОВЫЕ ВИДЫ НЕМАТОД ИЗ АНТАРКТИКИ

S. Ya. Tsalolikhin. Rare and new nematode species from Antarctica

Библиография по нематодам, обитающим в водоемах и почвах Антарктики, невелика. Из работ последнего времени наибольшего внимания заслуживают следующие: Loof, 1975; Maslen, 1980, Timm, 1971; Yeates, 1970.

Сборы советских антарктических экспедиций нашли отражение в публикациях Е. С. Кирьяновой (1958) и С. Я. Цалолихина (1981), где были описаны *Plectus frigophilus* Kirjanova, 1958; *Chiloplectus globilabiatu*s (Kirjanova, 1958), *Eutobrilus antarcticus* Tsalolichin, 1981. Тем интереснее было получить новые материалы из Антарктики, собранные на о. Кинг-Джордж у северной оконечности Антарктического полуострова. Сборы произведены 15 декабря 1985 г. П. И. Крыловым, которому автор выражает глубочайшую признательность*

Plectus frigophilus Kirjanova, 1958 (рис. 1, 1—4)

В почве о. Кинг-Джордж было обнаружено несколько экземпляров самок *P. frigophilus*. В процессе работы над определением этого материала возникла необходимость обратиться к типовой серии, что, в свою очередь, повлекло выделение лектотипа этого вида.

Лектотип ♀: $L=1576$ мкм, $a=27.6$, $b=4.8$, $c=10.1$, $V=45\%$, $c^1=5$; N А-3926 (ЗИН АН СССР). Ширина головы 16 мкм, глубина стомы 30 мкм, амфид расположен в 17 мкм от переднего конца головы, диаметр амфида около 4 мкм. Длина пищевода 327 мкм, бульбус 39×33 мкм, ренетта маленькая, расположена над бульбусом, $NR=51\%$, кардий 24 мкм, ширина тела 57 мкм, $Q_1=210$ мкм, $Q_2=230$ мкм, длина хвоста 156 мкм.

Д и ф ф е р е н ц и а л ь н ы й д и а г н о з. Очень близок к *P. parietinus* Bast., 1865, от которого отличается чуть большими размерами тела, относительно более длинным хвостом (у *P. parietinus* $c^1=2-3$) и отсутствием перетяжки на «шее».

* Кроме описываемых в данной статье видов, в сборах П. И. Крылова обнаружен *Neotobrilus diversipapillatus*, который рассматривается в статье автора, посвященной тропическим нематодам (в печати).

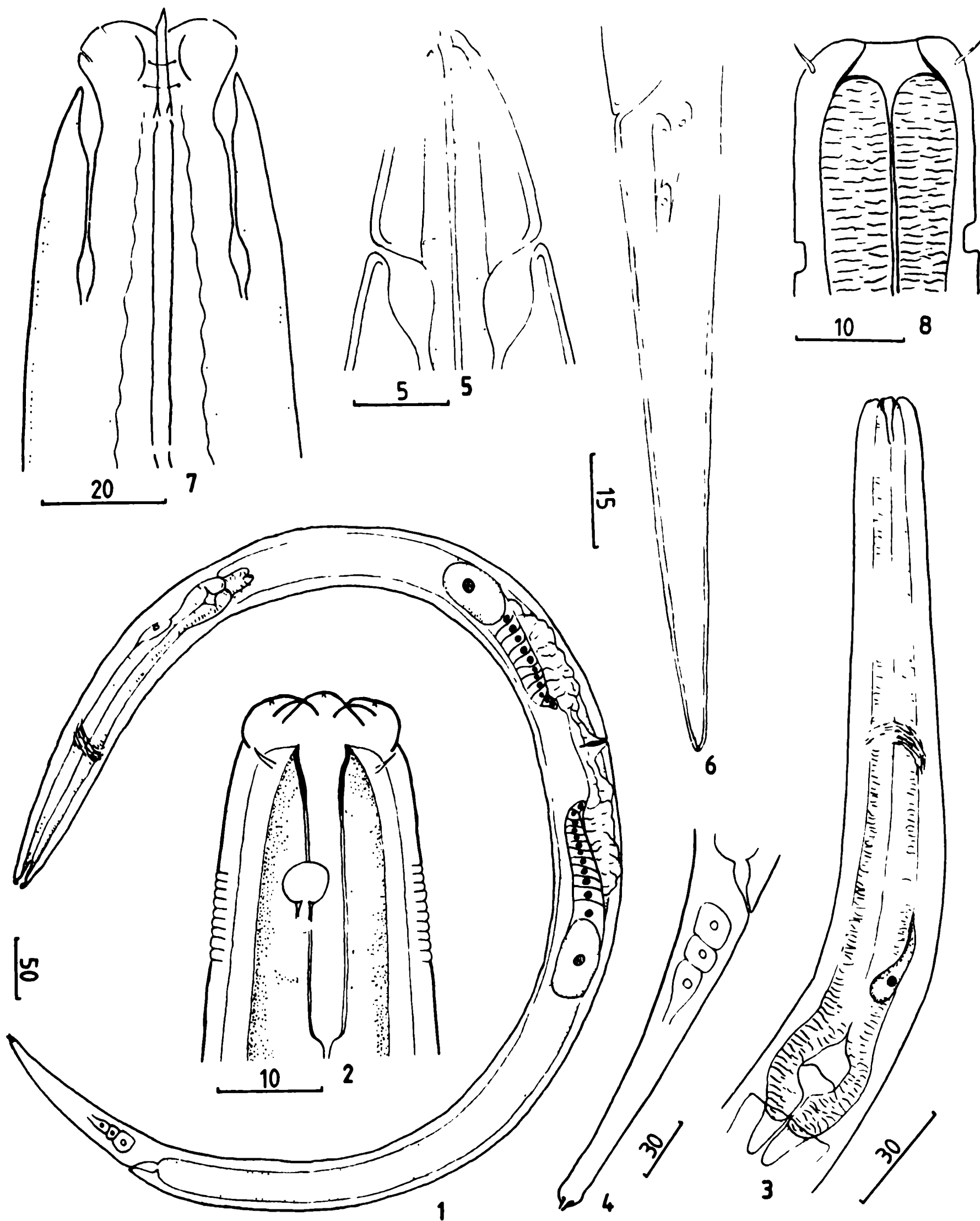


Рис. 1. *Plectus frigophilus* Kirjanova, 1958 — лектотип (1—4); *Paramphidelus antarcticus* sp. n. (5, 6); *Eudorylaimus pseudocarteri* Loof, 1975 (7); *Eumonhystera vulgaris* (de Man, 1880) (8)

Fig. 1. *Plectus frigophilus* Kirjanova, 1958 — lectotype (1—4); *Paramphidelus antarcticus* sp. n. (5, 6); *Eudorylaimus pseudocarteri* Loof, 1975 (7); *Eumonhystera vulgaris* (de Man, 1880) (8)

Типовое местонахождение Антарктида, оазис Бангера, солоноватое озеро, 1 января 1957 г., сборы В. С. Короткевич.

Таксономические замечания Вид был описан Е. С. Кирьяновой (1958) по 3 самкам. В очень кратком описании опущен ряд важных характеристик, рисунки отсутствуют, голотип не выделен. В коллекции отделения нематод ЗИН АН СССР имеются 4 препарата (2 самки и 2 личинки) с определением Кирьяновой. Препараты снабжены следующей этикеткой: «*Plectus frigophilus* Kirjanova, 1958, det. E. S. Kirjanova. Сб. 1, пр. 4, 1.01.1957. Антарктида, оазис Бангера, водоросли со дна солоноватого озера, грунт каменистый, глубина 1 м.» Текст этикетки отличается от сведений, приведенных в публикации, где говорится, что 3 экз. собраны в трех разных водоемах 7 и 10 января 1957 г. *P. frigophilus* упоминает Тимм (Timm, 1971), который, кроме подробного иллюстрированного описания двух разных популяций (по 10 самок), приводит описание 1 самца из третьего местонахождения. Если правильность определения самок в работе Тимма не вызывает сомнений, то принадлежность самца к виду *P. frigophilus* сомнительна. Довольно подробное, совпадающее с оригинальным описание (без рисунков) самок *P. frigophilus* из оазиса Бангера приводит Йетес (Yeates, 1979).

В материале П. И. Крылова *P. frigophilus* имеет следующие характеристики.

♀ ($n=4$): $L=1053-1441$ (1203) мкм, $a=17-22$ (19), $b=4.1-4.8$ (4.4), $c=10-11.5$ (10.6), $V=47-49$ (48)%, $c^1=3-4$. Ширина головы 13—14 мкм, глубина стомы 30—37 (31) мкм, амфид расположен в 14—16 мкм от переднего края головы, диаметр амфида около 3 мкм. Длина пищевода 245—300 (270) мкм, бульбус $34-40 \times 21-33$ (36×29) мкм, $NR=50\%$, кардий 18—20 мкм, ширина тела 50—70 (63) мкм, $Q_1=110-220$ мкм, $Q_2=120-240$ мкм, длина хвоста 98—127 (113) мкм.

Местообитание — почва в ризосфере травянистых растений и под лишайниками.

Paramphidelus antarcticus Tsalolichin sp. n. (рис. 1, 5, 6)

Голотип ♀: $L=891$ мкм, $a=28.7$, $b=3.6$, $c=8.4$, $V=63\%$, $c^1=6$; N A-3840 (ЗИН АН СССР). Ширина головы 4 мкм, отверстие амфида расположено в 13 мкм от переднего конца тела. Длина пищевода 244 мкм, кардий сферический, наибольшая ширина тела 31 мкм, гонада продольная (135 мкм), анальный диаметр 17 мкм, длина хвоста 106 мкм.

Д и ф ф е р е н ц и а л ь н ы й д и а г н о з . Принадлежит к группе продольных видов* Наиболее близок к *P. tasmaniensis* (Allgen, 1929) и *P. papuanus* (Andrassy, 1973), от которых отличается значительно меньшими размерами тела, относительно более длинным хвостом и более крупными амфидами. От *P. papuanus* отличается более передним положением амфидов, формой хвоста и отсутствием мукро.

* К этой группе, кроме *P. tasmaniensis* (Allgen, 1929), *P. papuanus* (Andrassy, 1973), *P. antarcticus* sp. n. принадлежит еще неудовлетворительно описанный *P. effilatus* (Suurmans Stekhoven, 1951) из Заира.

Типовое местонахождение Антарктика, о. Кинг-Джордж, лишайник, 15 декабря 1985 г., сборы П. И. Крылова.

Таксономические и географические замечания. Обращает на себя внимание морфологическое сходство (филогенетическая близость?) 3 видов: *P. tasmaniensis*, *P. papuanus*, *P. antarcticus*, что мыслимо трактовать с точки зрения некогда единого ареала исходного вида в пределах поздне меловой Гондваны, т. е. единой суши, распавшейся со временем на такие отдельные, как Антарктида, Австралия и Новая Гвинея.

Eudorylaimus pseudocarteri Loof, 1975 (рис. 1, 7)

♂ ($n=4$): $L=1226-1848$ (1531) мкм, $a=22-34$ (28.5), $b=3.8-4.7$ (4.1), $c=30-57$ (44), $c^1=1.5$, $spic=44-52$ (47) мкм, $suppl.=8-9$.

Ширина головы 15—20 мкм, копье 17 мкм, диаметр амфида 10 мкм. Длина пищевода 370—420 (390) мкм, $NR=35\%$. Положение пищеводных желез: дорсальная 65%, первая субвентральная пара 76%, вторая субвентральная пара 89%. Ширина пищевода в основании 20—30 мкм, кардий округлый 13—15 мкм. Ширина тела 40—70 (55) мкм, $T_1=T_2=112-140$ мкм, спермии 8 мкм. Кишечник заполнен зеленой массой. Преректум 130 мкм. Длина хвоста 30—50 (37) мкм.

Местообитание — лужа. Впервые вид был обнаружен на Южных Оркнейских о-вах (Loof, 1975).

Eumonhystera vulgaris (de Man, 1880) (рис. 1, 8)

♀ ($n=6$): $L=619-732$ (665) мкм, $a=17.7-25.2$ (22.2), $b=4.7-5.5$ (5.1), $c=5-6.2$ (5.5), $V=59-65$ (63)%, $c^1=7$.

Ширина головы 12—14 мкм, длина головных щетинок около 4 мкм, амфид расположен в 18—19 мкм от переднего конца тела, диаметр амфида 3 мкм. Длина пищевода 115—144 (130) мкм, $Q=165-280$ мкм, зрелое яйцо 21×48 мкм. Длина хвоста 100—133 (120) мкм.

Местообитание — лужа. Космополитный вид, ранее обнаруживался в Антарктике.

Rhabditis krylovi Tsalolichin, sp. n. (рис. 2)

Голотип ♂ $L=1185$ мкм, $a=15.8$, $b=4.8$, $c=29.6$, $c^1=1.2$; N A-3939 (ЗИН АН СССР)

Паратип ♀ $L=1225$ мкм, $a=13$, $b=4.2$, $c=22.2$, $V=60\%$, $c^1=1.4$.

Кутикула тонкокольчатая. Ширина головы 9—10 мкм, глубина стомы 30—32 мкм, ширина — 5—6 мкм. Длина пищевода самца 245 мкм, самки — 290 мкм, ширина медиального бульбуса 27—32 мкм, кардиального — 36—39 мкм, $NR=65\%$. Основание бульбуса окружено «воротником», длина кардия 10 мкм. Ширина тела 75 мкм у самца и 95 мкм у самки. Половые органы самки парные,

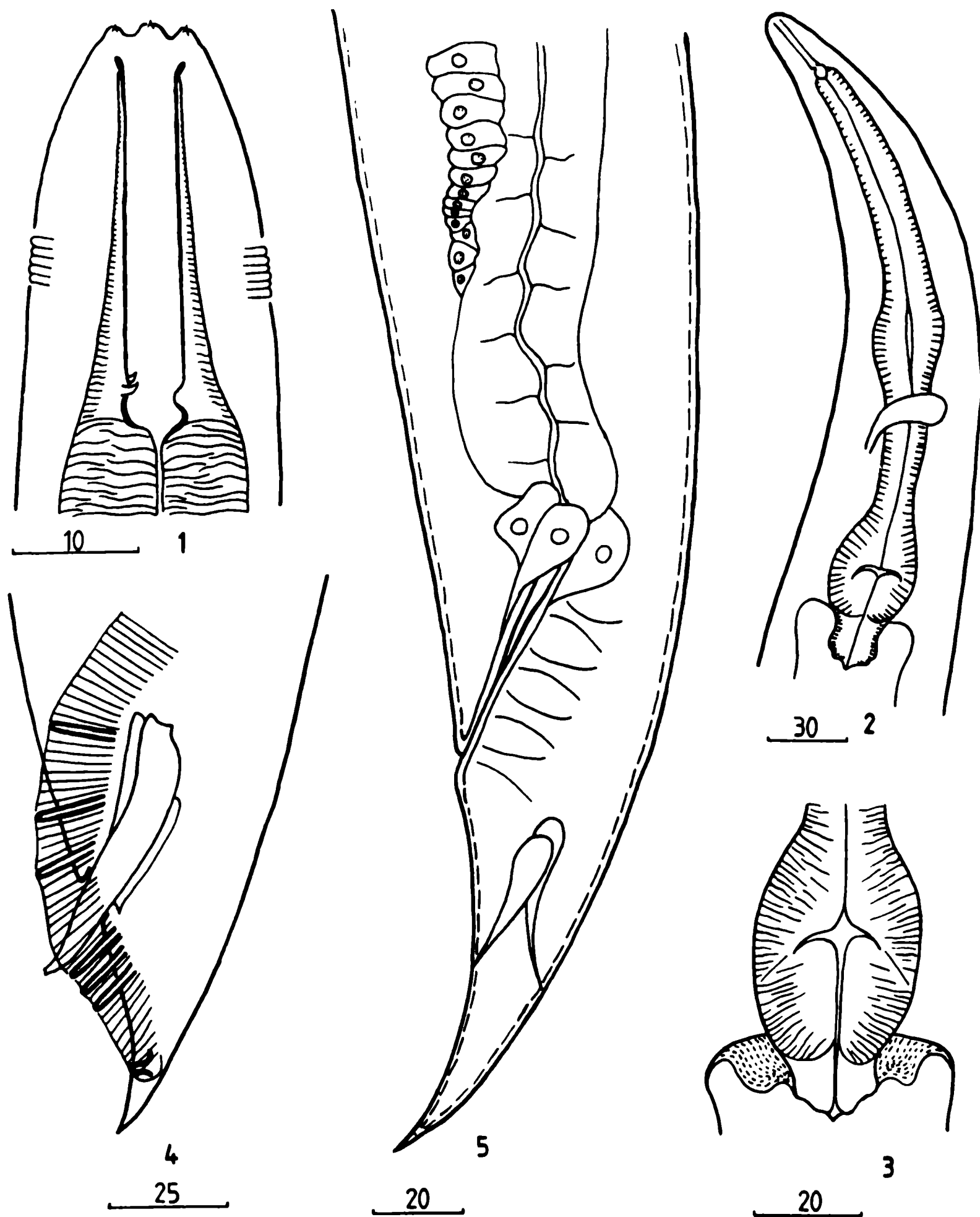


Рис. 2. *Rhabditis krylovi* sp. n.:
1, 4 — голотип, 5 — паратип (рис. А. В. Шошина)

Fig. 2. *Rhabditis krylovi* sp. n.:
1—4 — holotype, 5 — paratype (figures by A. V. Shoshin)

обращенные, $Q_1=400$ мкм, $Q_2=415$ мкм; общая длина мужской половой трубки 880 мкм, длина спикул 54 мкм, рулька 24 мкм, бурса псевдопелодерная с 3 парами преклоакальных папилл и 4 парами каудальных. Длина хвоста самца 40 мкм, самки 55 мкм, ректум 50 мкм.

Д и ф ф е р е н ц и а л ь н ы й д и а г н о з . Близок к *R. wohlgethi* Volk, 1950, от которого отличается более глубокой стомой (32 мкм против 16—22 мкм), относительно более длинным пищеводом ($b=4—5$ против 6—8) и более коротким хвостом (55 мкм против 100 мкм), и к *R. taupasi* Seurat in Maupas, 1919, от которого отличается более коротким хвостом (55 мкм против 100 мкм) и более длинными спикулами (54 мкм против 73—86 мкм).

Т и п о в о е м е с т о н а х о ж д е н и е . Антарктика, о. Кинг-Джордж, проточное озеро, 15 декабря 1985 г. Вместе с голотипом обнаружена 1 самка (паратип) и 3 личинки.

ЛИТЕРАТУРА

- Кирьянова Е. С. Антарктические представители пресноводных нематод рода *Plectus* // Информ. бюл. сов. антаркт. экспед., 1958.— Вып. 3.— С. 101—103.
- Цалолыхин С. Я. Ревизия рода *Tobrilus* // Зоол. журн., 1981.— Т. 60, вып. 9.— С. 1302—1313.
- Loof P. A. A. Dorylaimoidea from some subantarctic islands // *Nematologica*, 1975.— Vol. 21.— P. 219—255.
- Maslen N. R. Additions to the nematode fauna of the Antarctic region with keys to taxa // *Brit. Antarct. Surv. Bull.*, 1980.— Vol. 49.— P. 207—230.
- Timm R. W. Antarctic soil and freshwater nematodes from the Mc Murdo Sound region // *Proc. Helminthol. Soc. Wash.*, 1971.— Vol. 38.— P. 42—52.
- Yeates G. W. Two terrestrial nematodes from the Mc Murdo Sound region // *J. Helminthol.*, 1970.— Vol. 44.— P. 27—34.

Summary

Redescription of the *Plectus frigophilus* Kirjanova, 1958 on the basis of type materials and new collections from the King George Island and descriptions of *Paramphidelus antarcticus* sp. n. and *Rhabditis krylovi* sp. n. are given.

А. Ю. Рысс

**MONOBUTLERIUS KAPLINI SP. N.
(NEMATODA: RHABDITIDA: DIPLOGASTERIDAE)
ИЗ ТУРКМЕНИИ
И КЛЮЧ ДЛЯ ВИДОВ РОДА MONOBUTLERIUS**

*A. Yu. Ryss. Monobutlerius kaplini sp. n. (Nematoda: Rhabditida: Diplogasteridae)
from Turkmenia
and a key for identification of the genus Monobutlerius*

Monobutlerius kaplini Ryss sp. n. (рис. 1, 2)

Голотип ♀ $L=756^*$, $a=34$, $b=4.5$, $c=14.4$, $c^1=3.8$, $V=56$, $st=8.5 \times 7$ (А-4184).

Паратип ♀ $L=602$, $a=33$, $b=5.0$, $c=13.1$, $c^1=4.1$, $V=58$, $st=8 \times 6$ (А-4185).

Тело изогнуто вентрально, его ширина на уровне задней границы пищевода в 1.7 раз превышает ширину головы. Ширина кольца кутикулы в центре тела 0.8. Имеется 6 конусовидных головных щетинок длиной 3. Ширина головы 12. Стома объемистая, кутикуляризированная, с одним дорсальным направленным вперед онхом и 6 субвентральными зубчиками в экваториальной части. У основания стомы имеется еще один дорсальный шиповидный зубчик. Амфиды на уровне середины стомы, мелкие, овальные, 2×1 . Длина пищевода 145—168. Длина передней части пищевода от стомы до заднего края метакорпуса в 1.5 раз длиннее задней части. Передняя и задняя части пищевода мышечные, сходные по структуре. Задняя часть пищевода удлинено-грушевидная, у ее основания имеются ядра желез. Экскреторная пора на уровне нервного кольца, на расстоянии, равном одному диаметру тела позади передней части пищевода. Боковое поле шириной 3.5 с 4 равноудаленными одна от другой инцизурами. Половая система продельфная, ее задняя ветвь полностью отсутствует. Длина задней кишки превышает анальный диаметр в 1.7 раз. Хвост конический, изогнут вентрально, его длина 43—53. Фазмиды посередине хвоста. Терминус заостренный, толщина его гиалиновой зоны 7.

Самцы не обнаружены.

* Все измерения даны в микрометрах. В скобках указаны номера препаратов коллекции нематод Зоологического института АН СССР.

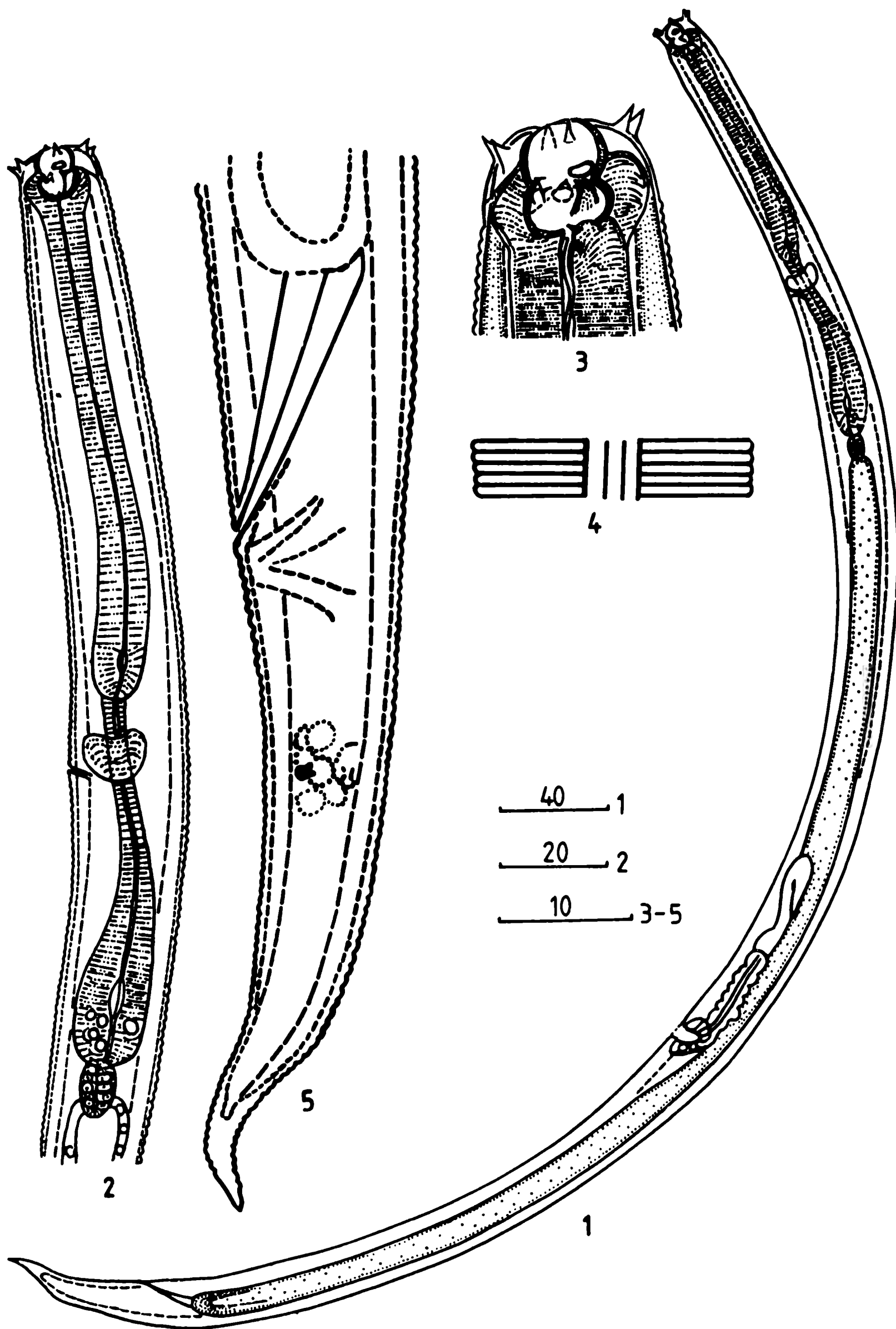


Рис. 1. *Monobutlerius kaplini* sp. n.:

1 — общий вид, 2 — передний конец, 3 — голова, 4 — боковое поле, 5 — хвост

Fig. 1. *Monobutlerius kaplini* sp. n.:

1 — general shape, 2 — anterior end, 3 — head, 4 — lateral field, 5 — tail

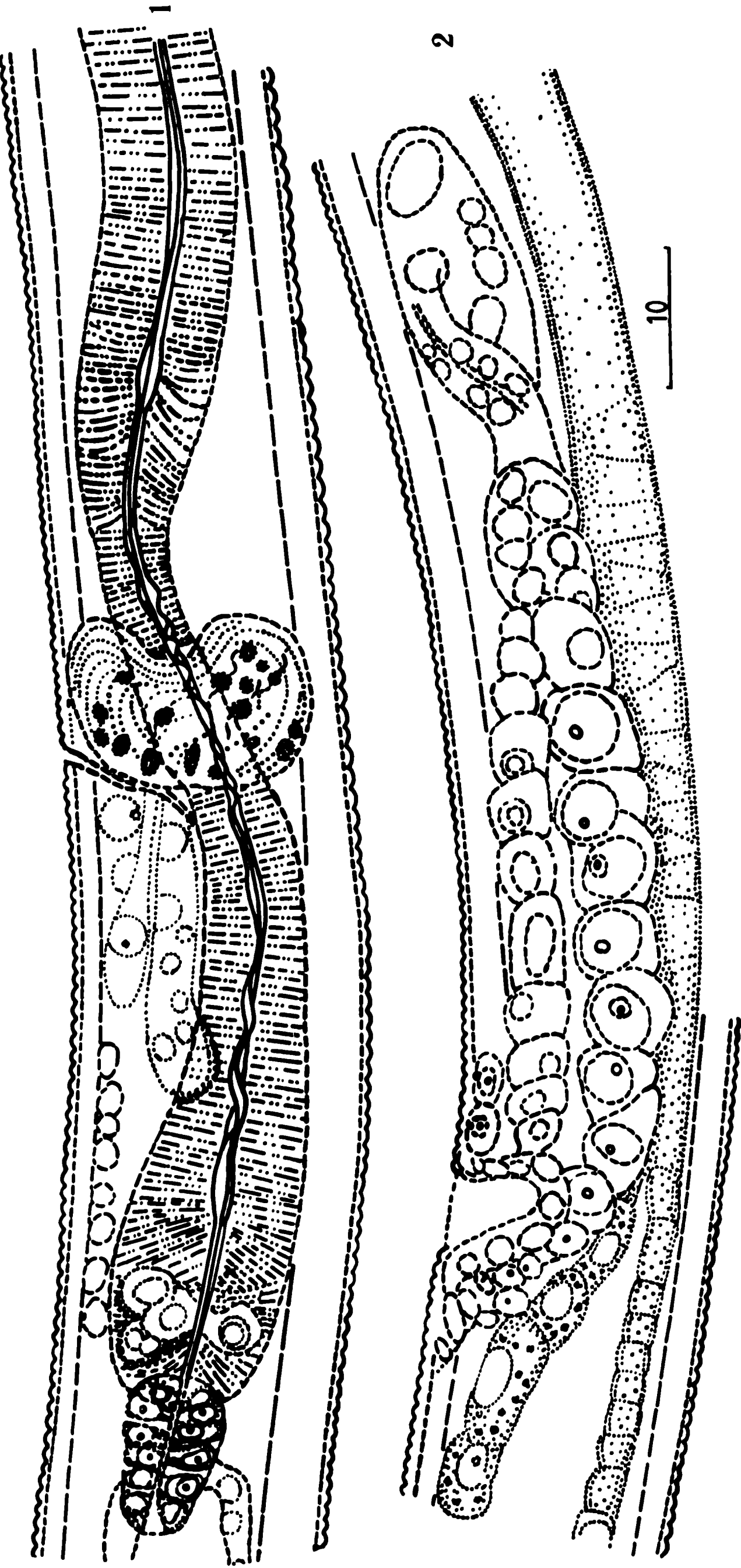


Рис. 2. *Monobutlerius kaplini* sp. n.:
1 — участок пищевода, 2 — половая система

Fig. 2. *Monobutlerius kaplini* sp. n.:
1 — part of oesophagus, 2 — genital system

От всех видов рода отличается глубиной стомы, величиной коэффициента c , длиной хвоста и его формой.

Типовое местонахождение и типовое растение-хозяин. Туркменская ССР, заповедник Репетек. Во мхе *Tortula desertorum* Broth. Материал собран в мае—июле 1985 г. А. Х. Овезовой.

Типовые материалы хранятся в коллекции нематод Зоологического института АН СССР. Вид назван в честь В. Г. Каплина, организатора изучения фауны *Tortula desertorum*.

Monobutlerius Andrassy, 1984

Andrassy, 1984: 392.— *Parabutlerius* Ebsary, 1986: 1785 (новая синонимика).

Типовой вид *Butlerius monhystera* Taylor, 1964=*Monobutlerius monhystera* (Taylor, 1964) Andrassy, 1984.

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНАЯ ТАБЛИЦА (ПО САМКАМ)

- | | |
|--|---|
| 1(2) Индекс c больше 10, длина стомы менее 10 мкм | <i>M. kaplini</i> sp. n. |
| 2(1) Индекс c меньше 4, длина стомы более 15 мкм. | |
| 3(4) В стоме напротив дорсального зуба мелкие зубчики отсутствуют, ширина тела на уровне заднего конца пищевода более чем в 2 раза превышает ширину головы | <i>M. monhystera</i> (Taylor) |
| 4(3) Напротив дорсального зуба имеются 2 мелких зубчика, ширина тела на уровне заднего конца пищевода менее чем в 1.8 раз превышает ширину головы. | |
| 5(6) Длина хвоста свыше 410 мкм | <i>M. macrospiculum</i> (Hunt) |
| 6(5) Длина хвоста менее 400 мкм | <i>M. degrissei</i> (Grootaert et Jaques) |

Автор благодарит А. Х. Овезову за предоставление материалов.

ЛИТЕРАТУРА

- Andrassy I. Klasse Nematoda (Ordnungen Monhysterida, Desmoscolecida, Araeolaimida, Chromadorida, Rhabditida) // Akademie-Verlag., Berlin.— 1984.— 509 p.
- Ebsary B. A. Description of *Butlerius canadensis* n. sp. (Nematoda: Diplogasteridae) with an emendation of the genus and a proposal for *Parabutlerius* n. gen. // Canadian J. Zoology, 1986.— Vol. 64, N 8.— P. 1782—1785.

Summary

Description of a new species of *Monobutlerius* and a key to *Monobutlerius* are given. *Parabutlerius* Ebsary is proposed as a new junior synonym of *Monobutlerius*.

Е. С. Иванова, С. Э. Спиридонов

НОВЫЕ ВИДЫ
SYNOECNEMA (DRILONEMATOIDEA: UNGELLIDAE) —
ПАРАЗИТИЧЕСКИХ НЕМАТОД ДОЖДЕВЫХ ЧЕРВЕЙ
PHERETIMA (OLIGOCHAETA: MEGASCOLECIDAE)

E. S. Ivanova, S. E. Spiridonov. New species of the Synoecnema (Drilonematoldea: Ungellidae) — nematode parasites of earthworms Pheretima (Oligochaeta: Megascolecidae)

Нематоды, паразитирующие на половозрелой стадии в полости тела дождевых червей, объединены в надсемействе Drilonematoidea отряда Rhabditida. В этой работе мы приводим описания новых видов нематод рода *Synoecnema* Magalhaes, 1905 из Вьетнама. Все нематоды собраны из дождевых червей рода *Pheretima*.

Пользуемся случаем выразить искреннюю благодарность доктору биологических наук Тхай Чан Баю, любезно предоставившему нам обширный материал и определившему виды дождевых червей.

У самок всех описанных ниже нематод на вентральной стороне тела позади вульвы различим уходящий отвесно внутрь тела проток с кутикуляризованными стенками (рис. 1, 1, *вп*). Под световым микроскопом не удастся выявить связи этого протока с кишечником, поэтому мы не решаемся рассматривать это образование как анус, хотя никаких других структур, которые могли бы быть анальным отверстием, не обнаруживается*. Ранее этот проток рассматривался как особая вентральная пора, связанная с экскреторной системой, что не получило, однако, достаточного подтверждения (Timm, 1959, 1966).

Экскреторная система самок и самцов состоит из очень крупной железы (рис. 1, 1, 2, *эж*) с проходящими в ней субвентрально 2 извилистыми каналами, и склеротизированного протока, открывающегося наружу отверстием (рис. 1, 1, 2, *эо*) на уровне нижней части корпуса пищевода или передней части бульбуса. У переднего и заднего концов железы, а также посередине заметны 3 пары крупных ядер. У самок экскреторная железа тянется, по крайней мере, до середины поствульварного отдела, причем задняя пара

* В связи с трудностью определения границ хвостового отдела индекс «с» в приведенных ниже описаниях для самок не дается.

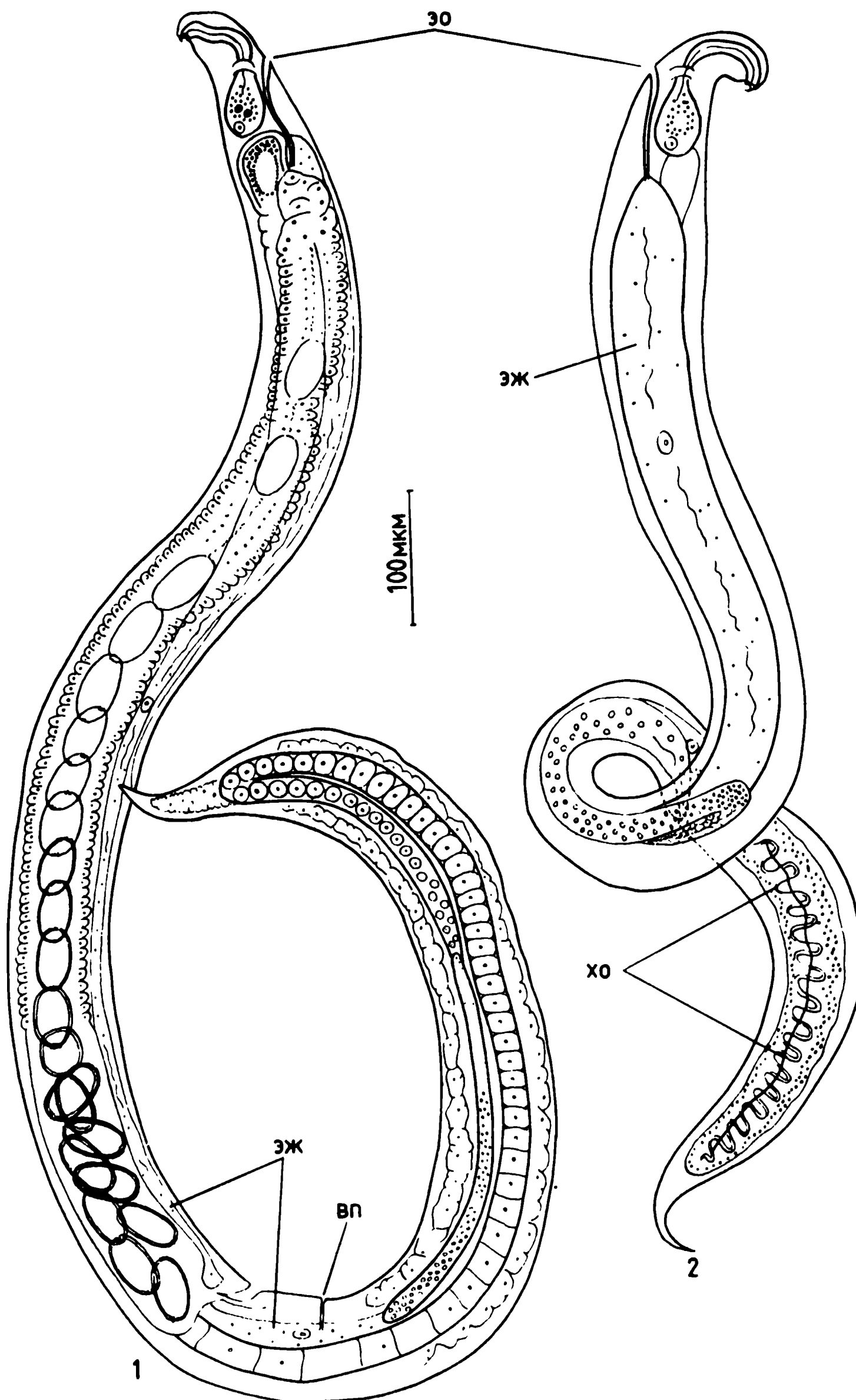


Рис. 1. *Synoecnema rodericensis* sp. n.:

1 — самка, 2 — самец

вп — вентральный проток, кя — крышечка яйца, оа — отверстие амфида, сп — сперматека, хо — хвостовой орган, эж — экскреторная железа, эо — экскреторное отверстие

Fig. 1. *Synoecnema rodericensis* sp. n.:

1 — female; 2 — male

вп — ventral duct; кя — operculum of egg-shell; оа — amphid aperture; сп — spermatheca; хо — caudal organ; эж — excretory gland; эо — excretory pore

ядер всегда расположена на уровне вентрального протока (рис. 1, 1, *вп*). Неясно, заходит ли экскреторная железа у самцов в хвостовой отдел, во всяком случае, задняя пара ядер располагается у клоаки.

Кишечник у самок различим только в передней части тела от пищевода до сперматеки.

Формирование оболочки яйца происходит в прилегающем к сперматеке толстостенном отделе матки. Выходящие в следующий, расширенный и тонкостенный, отдел матки яйца имеют полностью сформированные толстые (2—2,5 мкм) оболочки, окрашенные в желтоватый цвет. По мере продвижения яиц к вульве оболочки становятся более тонкими (1—1,5 мкм) и прозрачными.

Несмотря на морфологическое разнообразие, хвостовые органы описанных видов (рис. 1, 2, *хо*) всегда состоят из внутренних и наружных структур. Внутренние структуры хвостовых органов располагаются латерально и представляют собой аморфные губчатые или волокнистые тела. Нельзя исключить возможности объединения этих аморфных латеральных образований между собой. Наружные структуры погружены во внутренние и выходят на поверхность тела. Это — или открытые борозды, или субкутикулярные трубочки, открывающиеся у заднего конца тела. У самок хвостовые органы всегда начинаются позади вентрального протока.

Мы предлагаем определительную таблицу видов рода *Synoesnema*, основанную на особенностях строения самок, имеющих более богатую морфологию, чем самцы.

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНАЯ ТАБЛИЦА ВИДОВ РОДА *SYNOESNEMA* *MAGALHAES*, 1905 (ПО САМКАМ)

- 1(20) Герминативная зона яичника расположена в конце хвостового отдела.
- 2(3) Половая трубка без петель и перегибов *S. gatesi* Timm, 1962
- 3(2) Половая трубка делает 2—3 перегиба в поствульварном отделе
- 4(5) Матка делает перегиб после вульвы *S. perionychis* Baylis, 1943
- 5(4) Матка прямая, идет от сперматеки к вульве без перегибов.
- 6(7) Тело покрыто короткими щетинками *S. hirsutum* Timm, 1959
- 7(6) Тело не покрыто щетинками.
- 8(9) Головные крюки более 10×10 мкм, хвостовые органы эллиптические, покрытые волосками *S. lignophilae* Spiridonov et Danilova, 1986
- 9(8) Головные крюки менее 8×8 мкм, хвостовые органы иной формы, не покрыты волосками.
- 10(13) Тело менее 0.6 мм длиной, вздуто после вульвы.
- 11(12) Оболочка яйца имеет крышечки на полюсах *S. robustum* Ivanova et Spiridonov sp. n.
- 12(11) Оболочка яйца без крышечек *S. anseriforme* Timm, 1959
- 13(10) Тело более 0.6 мм длиной, стройное или с незначительным расширением после вульвы.
- 14(15) Вульва преэкваториальная *S. tuliemense* Ivanova et Pham Van Luc, in litt
- 15(14) Вульва постэкваториальная.
- 16(17) Тело более 2 мм длиной, половая трубка в поствульварном отделе обвита вокруг себя *S. hoplochaetellae* Baylis, 1943
- 17(16) Тело менее 2 мм длиной, половая трубка не обвита вокруг себя.

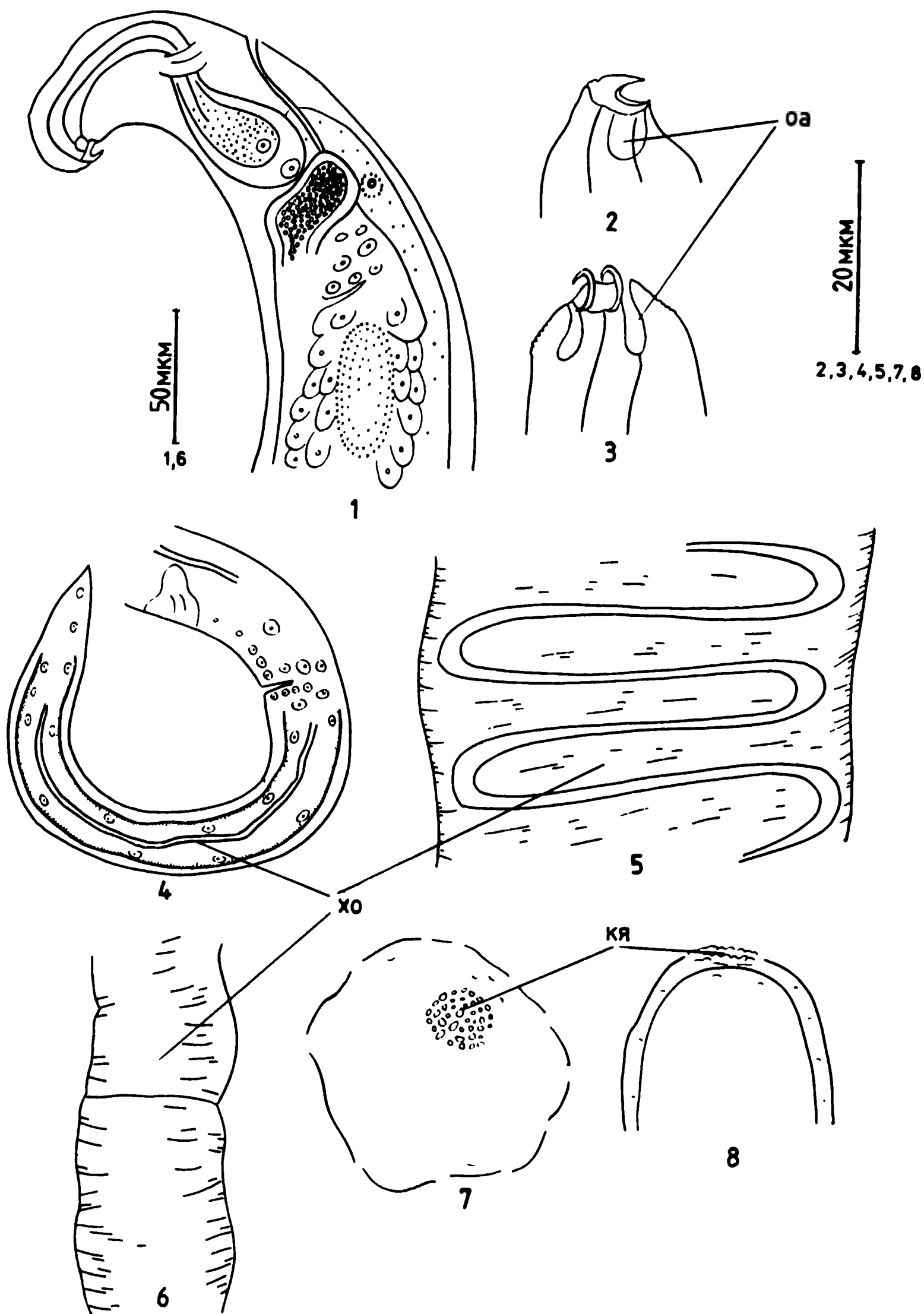


Рис. 2. *Synoecnema rodericensis* sp. n.:

1 — передний конец самки, латерально; 2 — головной конец самки, латерально; 3 — головной конец самки, дорсально; 4 — хвостовой конец личинки, латерально; 5 — участок хвостового органа зрелой самки, латерально; 6 — участок хвостового органа молодой самки, латерально; 7 — полярный участок оболочки яйца, апикально; 8 — полярный участок оболочки яйца, сбоку
Обозначения как на рис. 1

Fig. 2. *Synoecnema rodericensis* sp. n.:

1 — anterior part of female, lateral view; 2 — female head, lateral view; 3 — female head, dorsal view; 4 — juvenile tail, lateral view; 5 — mature female caudal organ's region, lateral view; 6 — juvenile female caudal organ's region, lateral view; 7 — polar region of ovum, apical view; 8 — polar region of ovum, side view

Symbols used in figures — see fig. 1

- 18(19) Яиц в матке 1—6, максимальный диаметр тела менее 100 мкм
S. drawidae Baylis, 1943
- 19(18) Яиц в матке 7—16, максимальный диаметр тела более 100 мкм
S. octochaetoides Anand et Rao, 1983
- 20(1) Герминативная зона расположена около вульвы или середины поствульварного отдела.
- 21(22) Герминативная зона расположена сразу за вульвой
S. fragile Magalhaes, 1905
- 22(21) Герминативная зона около середины поствульварного отдела.
- 23(24) Вульва презкваториальная, яйца с 1 крышечкой
S. pheretimae Baylis, 1943
- 24(23) Вульва постэкваториальная, яйца с 2 крышечками.
- 25(26) Головные крюки не более 3×3 мкм
S. modigliani Ivanova et Spiridonov sp. n.
- 26(25) Головные крюки большего размера.
- 27(30) Борозда хвостового органа узкая, 3—6 мкм шириной
- 28(29) Борозда прямая
S. pingi Ivanova et Spiridonov sp. n.
- 29(28) Борозда извилистая
S. tsiliensis Ivanova et Spiridonov sp. n.
- 30(27) Борозда шириной 20—50 мкм
S. rodericensis Ivanova et Spiridonov sp. n.

Synoecnema rodericensis Ivanova et Spiridonov sp. n. (рис. 1, 2)

Голотип ♀: $L=1740^*$; $a=20.5$; $b=17.4$; $V=62$ (N Jc 244)**

Паратипы ♀ ($n=18$): $L=1130-1800$ (1485); $a=20.3-33.3$ (23.9); $b=13.1-22.0$ (15.1); $V=54-62$ (56). (NN Jc 245—247)

Головной конец — тупоконический, хвостовой — заостренный. Кутикула тонкая, образующая складки на заднем конце тела. На головном конце субтерминально пара головных крюков размерами $8-10 \times 6$ *** Основание крюков массивное, острия недлинные, загнутые. Ротовое отверстие на дорсальной стороне у основания крюков. Отверстия амфидов у основания крюков (4×3), вытянутые поперек продольной оси тела. Пищевод булавовидный, изогнутый, с широким (8—10) корпусом и большим, смещенным дорсально, бульбусом ($25-29 \times 30-35$). В бульбусе различимы 2 субвентральные и 1 дорсальная пищеводные железы. Более крупное ядро дорсальной железы расположено ниже ядер субвентральных желез. Нервное кольцо перед бульбусом. Экскреторное отверстие в 60—85 от головного конца, диаметром 2—4, ведет в склеротизованный проток шириной 1—1.5, образующий у поры расширение размерами 4×10 . Проток доходит до сперматеки. Кишечник тонкий, прозрачный. Вентральный проток в 40—50 за вульвой. Половая трубка начинается на уровне середины — задней трети поствульварного отдела, направляется сначала к вульве, перед вульвой заворачивает назад и, не доходя до конца хвоста, поворачивает кпереди, где у бульбуса образует сперматеку разме-

* Все измерения даны в микронах

** Здесь и далее в скобках указаны номера коллекции Зоологического музея Московского государственного университета.

*** При обозначении размеров крюков первая цифра соответствует длине основания, вторая — длине острия.

рами 25×30 , содержащую около 200 сферических спермиев диаметром 1. Стенки сперматеки и прилегающие к ней стенки матки сложены выпуклыми клетками, располагающимися наподобие грозди. Прилегающий к вульве участок матки содержит до 12 яиц со сформированными оболочками ($50-53 \times 25-28$) толщиной 1,5—2. Поверхность оболочек яиц покрыта маленькими бугорками и имеет 2 крышечки диаметром 7—8, поверхность которых образована 40—50 равновеликими выступами. Вагина короткая, губы вульвы слабовыпуклые. Борозда хвостового органа плоская, широкая (20—50), тянется от уровня вентрального протока до конца хвостового отдела. На дне борозды различимы поперечные тяжи, придающие ему морщинистый вид. У крупных особей в толще хвостового отдела заметен проток шириной 1—3 в виде синусоиды с амплитудой на всю ширину борозды. У ювенильных самок хвостовой орган занимает большую часть хвостового отдела с извилистым протоком посередине.

♂ ($n=2$): $L=812-1000$; $a=15.4-19.1$; $b=8.1-9.1$; $c=2.9-3.1$.

Хвостовой конец более заостренный, чем у самок. Загиб семенника на уровне середины тела. Пара небольших медианных выростов у клоаки. Хвостовой орган как у крупных самок, заметен еще один слабоизвитой проток шириной около 6.

Д и а г н о з . От близких по особенностям строения женской половой системы видов *S. tsiliensis* sp. n., *S. modigliani* sp. n., *S. tuliemense* отличается по форме крюков и экскреторного протока, размерами и строением хвостовых органов, а также тем, что крышечки яйца у этого вида более плоские, меньшего диаметра, бугорки на поверхности слабовыступающие.

Типовой хозяин. *Pheretima rodericensis* Grube, 1879.

Типовая серия (паратипы — ♀) взята из типового хозяина.

Типовое местонахождение. Провинция Зялай-Контум, Буонлыой, декабрь 1980 г.

В провинции Зялай-Контум, Анхэ, собраны из *Pheretima modigliani* 14 самок и 2 самца того же вида.

Synoeconema tsiliensis Ivanova et Spiridonov sp. n. (рис. 3)

Голотип ♀: $L=883$; $a=11.9$; $b=9.8$; $V=55$ (N Jc 248).

Паратипы ♀ ($n=15$) $L=530-1100$ (823); $a=10.0-16.4$ (13.5); $V=46-61$ (50) (NN Jc 249—251).

Головной конец до экскреторного отверстия конический. Тело заметно расширяется за экскреторным отверстием. Поствульварный отдел со вздутием. Хвостовой конец закругленный с длинным шиповидным терминусом (40). Кутикула тонкая, образующая складки на хвостовом отделе. Кольчатость различима только на сгибах. На головном конце субтерминально пара головных крюков 6×4 . Острия крюков широко расставленные. Ротовое отверстие на дорсальной стороне у основания крюков. Отверстия амфидов у основания крюков (2×4), вытянуты поперек продольной оси

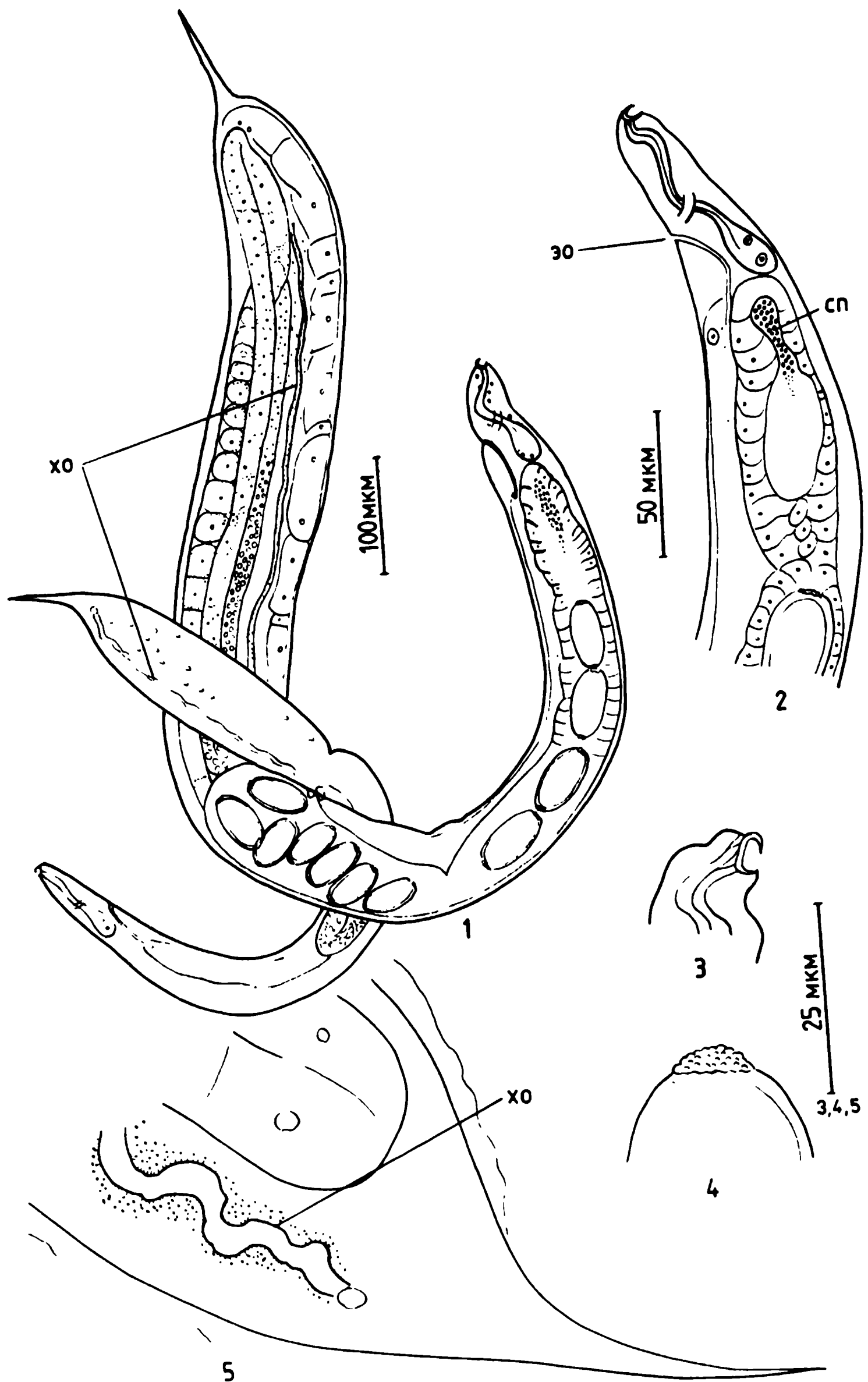


Рис. 3. *Synoecnema tsiliensis* sp. n.:

1 — самка и самец *in copula*; 2 — передний конец самки, латерально; 3 — головной конец самки, латерально; 4 — полярный участок оболочки яйца; 5 — участок хвостового органа самки, латерально
Обозначения как на рис. 1

Fig. 3. *Synoecnema tsiliensis* sp. n.:

1 — female and male *in copula*; 2 — anterior part of female, lateral view; 3 — female head, lateral view; 4 — polar region of ovum; 5 — female caudal organ's region, lateral view
Symbols used in figures — see fig. 1

тела. Пищевод булавовидный, изогнутый, с тонким (3—4) корпусом и небольшим (17×25) смещенным дорсально бульбусом с заметными ядрами пищеводных желез. Экскреторное отверстие диаметром 1 на уровне нижней части корпуса на расстоянии 51—59 от головного конца. Экскреторный проток склеротизованный, диаметром 1 и длиной 45, изгибаясь, почти доходит до сперматеки. Нервное кольцо перед экскреторным отверстием. Кишечник тонкий, прозрачный. Вентральный проток в 10—20 за вульвой. Половая трубка начинается на уровне задней трети поствульварного отдела. Почти дойдя до полового отверстия, загибается назад и вновь доходит до конца хвостового отдела, где поворачивает на дорсальную сторону и уходит вперед до бульбуса. Здесь на перегибе она несет сперматеку с 30—40 сферическими спермиями диаметром около 1. Стенки сперматеки и прилегающего к ней участка матки сложены крупными клетками (8×12) с довольно большими ядрами. Прилегающий к вульве участок матки содержит 5—10 яиц размерами 20—22×49—52 с толстыми (1,5—2) оболочками, равномерно орнаментированными мелкими бугорками, отстоящими друг от друга на расстояние около 2—3. На полюсах яйца крышечки, выступающие на 1—2, сложенные прилегающими друг к другу бугорками диаметром 1. Внутренние структуры хвостового органа плохо различимы. Заметна неправильной формы борозда шириной 2—6, тянущаяся от вентрального протока почти до конца хвостового отдела. В поствульварном отделе под кутикулой располагаются в ряд крупные клетки, округлые у молодых и прямоугольные у взрослых самок.

♂ ($n=7$): $L=510-720$ (584); $a=10.8-21.5$ (17.3); $b=6.7-10.0$ (7.9); $c=2.2-3.6$ (2.7).

Тело с перетяжкой на уровне клоаки, в хвостовом отделе расширено. Строение головного отдела такое же, как у самок, но крюки несколько меньше (6×3). Кишечник более различимый. Семенник с загибом на уровне середины тела. У клоаки два заметных медианных выступа в форме перевернутого треугольника. Подлежащие ткани хвостового органа волокнистые, занимают весь хвостовой отдел, с латерально-вентрально расположенной бороздой шириной 5, менее извилистой, чем у самок. Эта борозда, по-видимому, субкутикулярная, т. е. прикрытая с поверхности тонким слоем неразличимой кутикулы, поскольку на задней ее оконечности заметно овальное отверстие. Характерные для самок клетки в хвостовом отделе самцов не различимы.

Д и а г н о з . Близки по форме тела к *S. drawidae*, по строению яичника к *S. pheretimae* и *S. rodericensis* sp. n. по строению хвостового органа — к *S. drawidae* и *S. tuliemense*. Отличается от этих видов строением оболочек яиц: у *S. drawidae* и *S. tuliemense* нет крышечек на яйцах, у *S. pheretimae* имеется только одна крышечка, а у *S. rodericensis* sp. n. крышечки меньшего диаметра с более плоскими бугорками. Кроме того, хвостовые органы *S. rodericensis* шириной 20—50, а у *S. tsiliensis* — 2—6.

Типовой хозяйин *Pheretima tsiliensis* Michaelsen, 1938.
Типовое местонахождение. Провинция Зялай-Кон-
тум, Буонлыой, январь 1981 г.

Synoesnema modigliani Ivanova et Spiridonov sp. n. (рис. 4).

Голотип ♀: $L=1540$; $a=28.5$; $b=12.8$; $V=56$ (N Jc 252).

Паратипы ♀ ($n=6$): $L=1360-1660$ (1511); $a=23.1-38.8$ (31.8); $b=11.0-14.8$ (13.0); $V=56-62$ (57) (N Jc 253).

Тело плавно сужается от вульвы к оконечности хвоста. Головной конец с маленькими слабыми крюками $2.5-3 \times 1.5-2$. Ротовое отверстие и отверстия амфидов неразличимы. Пищевод булаво-видный с длинным, почти прямым корпусом шириной 6 и удлиненным угловатым бульбусом (15×25), смещенным дорсально. Экскреторное отверстие диаметром 2 в $80-105$ от головного конца на уровне передней части бульбуса, ведет в почти прямой сильно склеротизованный проток шириной 2 и длиной 60. Кишечник тонкий, прозрачный. Вентральный проток в $35-45$ за вульвой. Половая трубка, начинаясь посередине поствульварного отдела, направляется к вульве. Не доходя до нее 100, поворачивает назад, где в конце хвостового отдела загибается и идет к бульбусу. На ее перегибе (в 60 от бульбуса) расположена сперматека размерами 20×30 со спермиями диаметром $1.5-2$. Стенки сперматеки толщиной 3. Клетки, слагающие стенки матки у сперматеки, прямоугольные, вытянутые поперек половой трубки. Яйца $22-25 \times 40-42$ с тонкими (1) оболочками, часто усеянными мелкими бугорками. Имеются 2 крышечки диаметром 10 со скульптурой в виде маленьких бугорков. В матке 10—17 яиц. Вагина короткая, направленная вперед, длиной 10. Хвостовой орган в виде тянущейся во всю длину поствульварного отдела борозды шириной 5.

♂ ($n=2$): $L=1010-1040$; $a=22.4-32.5$; $b=8.7-9.2$; $c=2.6-3.8$.

Тело сужается и изгибается на уровне клоаки. Хвостовой отдел не расширен. Строение головного конца и хвостового органа как у самок. Головные крюки 2×1 . Подлежащие ткани хвостового отдела волокнистые.

Д и а г н о з . Близок по форме тела и строению половой системы самок *S. pheretimae*. Отличается большими размерами самок, более мелкими яйцами, 2 крышечками яйца. От близких по строению половой системы *S. rodericensis* sp. n. и *S. tsiliensis* sp. n. отличается по форме тела, размерам и строению головных крюков, размерам и скульптуре оболочки яйца.

Типовой хозяйин *Pheretima modigliani* Rosa, 1889.

Типовое местонахождение. Провинция Зялай-Кон-тум, Анхэ, декабрь 1979 г.

Synoesnema pingi Ivanova et Spiridonov sp. n. (рис. 5)

Голотип — ♀ : $L=1220$; $a=24.1$; $b=10.3$; $V=56$ (N Jc 254)

Паратипы ♀ ($n=2$): $L=1220-1380$; $a=24.1-28.7$; $b=10.0-12.4$; $V=48-56$.

Тело стройное. Головной конец сильно сужается к крюкам. Ротовое отверстие смещено дорсально. Крюки большие (6×6) с длинными отростками, отходящими от вентральной оконечности основания. Булавовидный пищевод с тонким (2) изогнутым корпусом и смещенным дорсально бульбусом (25×15). Нервное кольцо на уровне середины корпуса пищевода. В 10 за нервным кольцом располагается экскреторное отверстие диаметром 2, ведущее в склеротизированный проток такого же диаметра, длиной около 70. Кишечник тонкий, прозрачный. Вентральный проток в 50 за вульвой. Половая трубка начинается на уровне середины — задней трети поствульварного отдела, направляется к вульве. Не доходя ее, поворачивает назад, где, огибая апикальную клетку, направляется в головной конец. Сперматека на перегибе трубки, вытянутая, с большим количеством спермиев диаметром 1—1,5. Клетки матки налегают друг на друга (как черепица). Яйца (23×50) с 2 заметно выступающими крышечками диаметром 3, сложенными равновеликими бугорками. Поверхность оболочки яйца в мелких точках. Вагина короткая, почти перпендикулярная стенке тела. Губы вульвы слабовыпуклые. Хвостовые органы почти прямые, длинные, шириной 4—6, начинаются за вентральным протоком и тянутся до конца хвостового отдела, длиной 600—650.

♂ $L=810$; $a=27.9$; $b=8.1$; $c=3.9$.

По строению головного конца и хвостовых органов напоминают самок. Головные крюки 6×6 . На уровне клоаки тело сужается, загиб семенника в середине тела.

Д и а г н о з . Близок к *S. modigliani* sp. n. и *S. rodericensis* sp. n. по форме тела; по строению половой трубки к этим же видам и *S. tsiliensis* sp. n. Отличается тонким пищеводом, длинными и тонкими прямыми хвостовыми органами, а также структурой оболочки яиц. От *S. modigliani* sp. n. отличается большими размерами головных крюков.

Т и п о в о й х о з я и н . *Pheretima pingi* Stephenson, 1925.

Т и п о в о е м е с т о н а х о ж д е н и е . Провинция Зялай-Кон-тум, Буонлыой, 1980 г.

Synoesnema robustum Ivanova et Spiridonov sp. n. (рис. 6)

Голотип ♀ $L=392$; $a=2.5$; $b=5.2$; $V=55$ (N Jc 255).

Паратипы ♀ ($n=4$): $L=370-434$ (415); $a=2.1-3.0$ (2.6); $b=2.1-3.1$ (2.6); $V=53-56$ (55).

Тело сильно расширяется в хвостовом отделе, оканчивающемся коротким тонким терминусом. Головной конец более тонкий с парой маленьких погруженных крюков (3×4). Пищевод булавовидный,

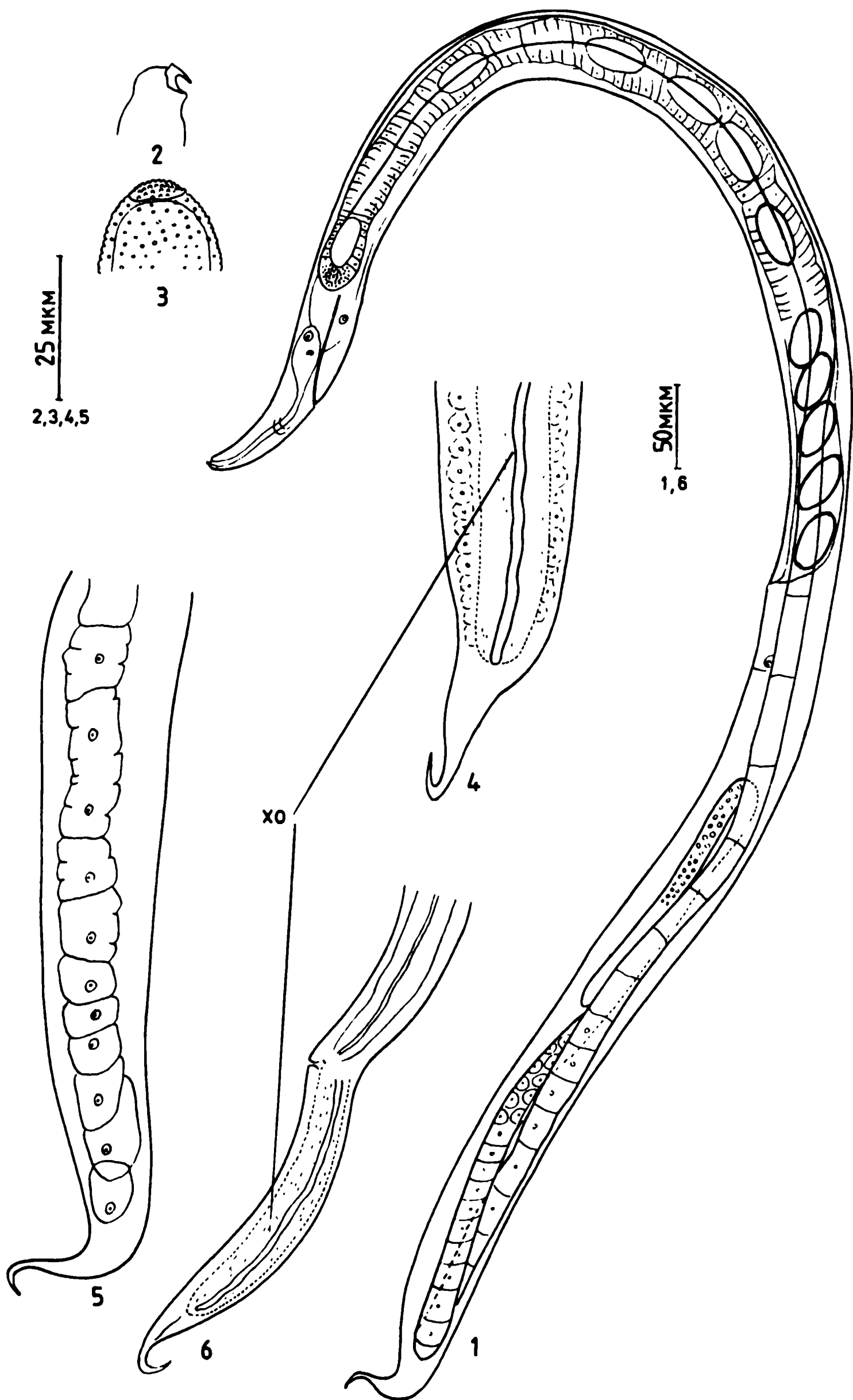


Рис. 4. *Synoecnema modigliani* sp. n.:

1 — самка; 2 — головной конец самки; 3 — полярный участок оболочки яйца; 4 — хвостовой конец самки, латерально; 5 — латеральные клетки хвостового конца молодой самки, латерально; 6 — хвостовой конец самца

Обозначения как на рис. 1

с длинным изогнутым корпусом и округлым бульбусом (20×20). Нервное кольцо на уровне задней трети пищевода. Экскреторное отверстие диаметром 2 на уровне передней части бульбуса ведет в сильно изогнутый проток того же диаметра длиной около 45. Кишечник прозрачный, образует у бульбуса мешковидное расширение. Вентральный проток в 25 за вульвой. Половая трубка, начинаясь у начала терминуса, делает петлю у вульвы и снова возвращается к апикальной клетке, слегка извиваясь. Отсюда трубка прямо уходит в головной конец. Сперматека в 50 от бульбуса, округлая, диаметром 25. Спермии диаметром 1. В матке 1—2 яйца (52×24) с тонкими (1) оболочками, густо покрытыми мелкими шипиками. Крышечки яйца из нескольких мелких бугорков, размеры крышечки 4×2. Вагина короткая, перпендикулярная стенке тела. Хвостовые органы мощные, внутренние их структуры (100×60) занимают все пространство хвостового отдела. На поверхности их широкая борозда (85×15), прикрытая кутикулой и открывающаяся сзади отверстием диаметром 5.

♂ ($n=3$): $L=270-306$ (282); $a=6.0-7.1$ (6.6); $b=3.1-4.2$ (3.7); $c=3.1-3.7$ (3.4).

По форме тела напоминают самок. Хвостовой отдел более тонкий. Строение головного конца и хвостовых органов как у самок. Головные крюки 3×3.

Д и а г н о з . Близок к *S. anseriforme* по форме тела; последним, однако, свойственны яйца без крышечек и крюки большего размера.

Типовой хозяин. *Pheretima postuma* Vaillant, 1869.

Типовое местонахождение. Ханой, окрестности Национального центра научных исследований, февраль 1986 г.

ЛИТЕРАТУРА

- Timm R. W.* Observations on *Synoeconema* (Nematoda, Ungellidae), with a description of two new species // *Pakistan J. Scientific Research.*, 1959.— Vol. 11, N 2.— P. 58—62.
- Timm R. W.* Nematode parasites of the coelomic cavity of earthworms. IV. *Siconema* new genus (Drilonematoidea: Ungellidae), with a description of 10 new species // *Biologia*, 1966.— Vol. 12, N 1.— P. 7—21.

Fig. 4. *Synoeconema modigliani* sp. n.:

1 — female; 2 — female head, lateral view; 3 — polar region of ovum; 4 — posterior part of female, lateral view; 5 — lateral cells in posterior part of young female, lateral view; 6 — posterior part of male
Symbols used in figures — see fig. 1

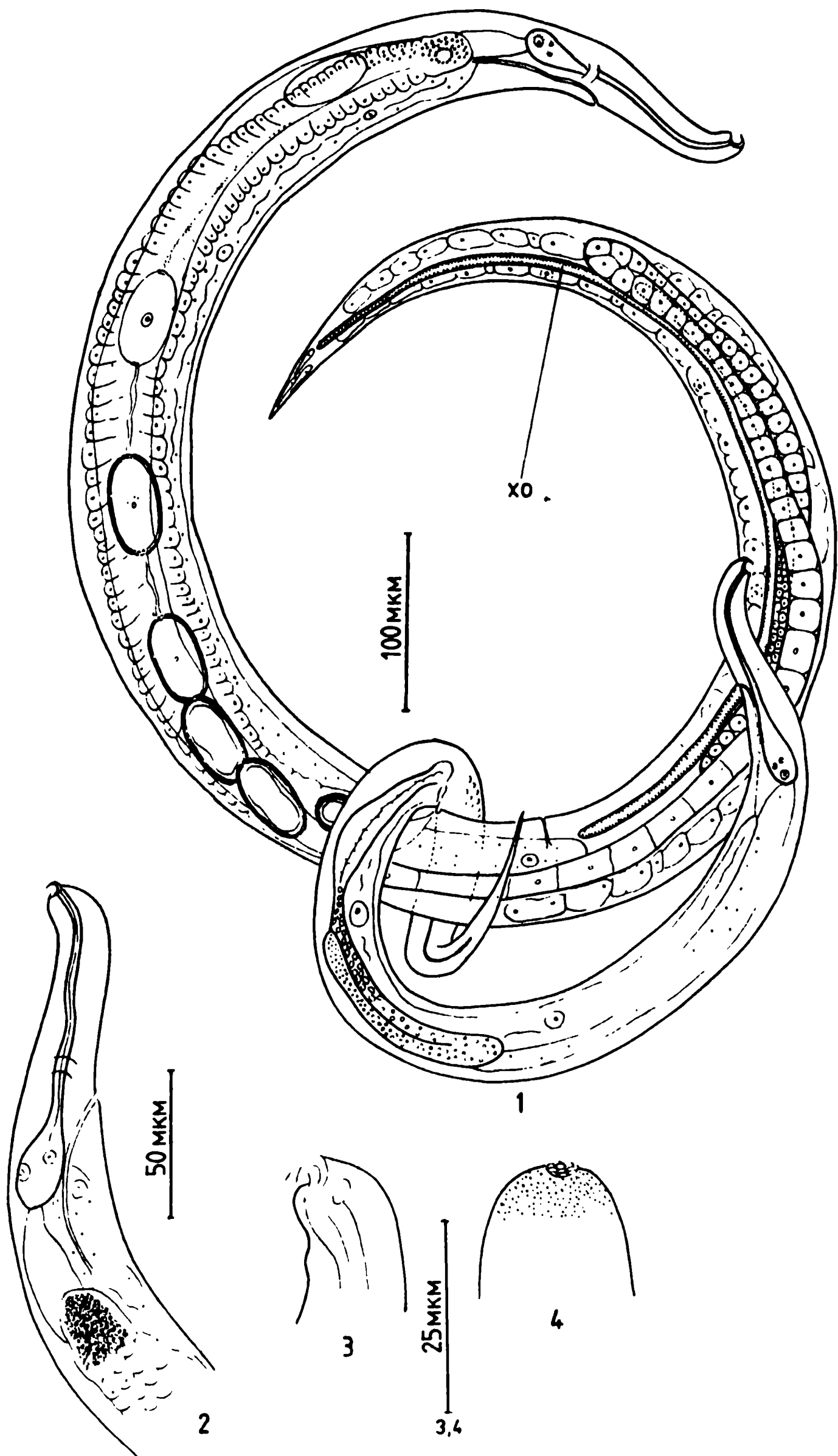


Рис. 5. *Synoecnema pingi* sp. n.:

1 — самка и самец *in copula*; 2 — передний конец самки, латерально; 3 — головной конец самки, латерально, 4 — полярный участок оболочки яйца
Обозначения как на рис. 1

Fig. 5. *Synoecnema pingi* sp. n.:

1 — female and male *in copula*; 2 — anterior part of female, lateral view; 3 — female head, lateral view;
4 — polar region of ovum
Symbols used in figures — see fig. 1

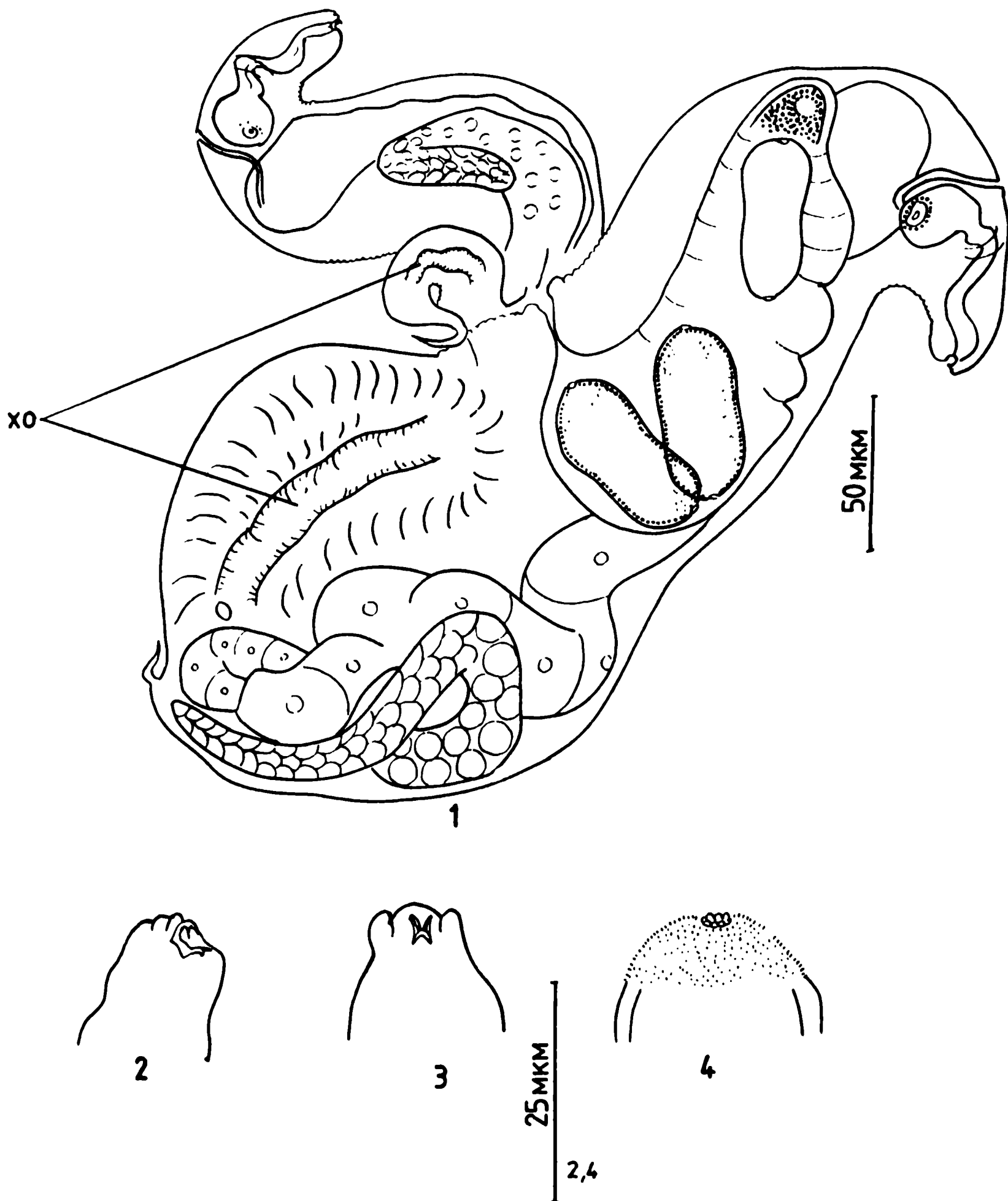


Рис. 6. *Synoecnema robustum* sp. n.:
 1 — самка и самец *in copula*; 2 — головной конец самки, латерально; 3 — головной конец самки, дорсально;
 4 — полярный участок оболочки яйца
 Обозначения как на рис. 1

Fig. 6. *Synoecnema robustum* sp. n.:
 1 — female and male *in copula*; 2 — female head, lateral view; 3 — female head, dorsal view; 4 — polar
 region of ovum
 Symbols used in figures — see fig. 1

Summary

Five new species of the genus *Synoecnema* are described from coelom cavity of the vietnamese *Pheretima*. *S. rodericensis* sp. n. is characterized by broad (20—50 micrometers) and shallow furrows — outer structures of caudal organs, and the egg-shell with minute tubercles scattered on surface and 2 small flat operculums on each pole. *S. tsiliensis* sp. n. is distinguished by presence of 2 operculums consisting of several dozens of rounded subelements and meandering narrow furrow as outer structure of caudal organs. Representatives of *S. modigliani* sp. n. have operculums of egg-shell from consolidated subelements (smaller then in *S. tsiliensis* sp. n.) and very small cephalic hooks. *S. pingi* is characterized by egg-shell with delicate punctation on the surface and 2 operculums composed from consolidated subelements. Outer structures of caudal organs presented by stretched furrows (3—6 micrometers wide). These four species present the cluster of close forms resembling *S. pheretimae* Baylis, 1943. *S. robustum* sp. n. is close to *S. anseriforme* Timm, 1959 but is distinguished by the small cephalic hooks and a presence of 2 operculums on egg-shell. A key to the genus *Synoecnema* (on females) is given. The term «*caudal organs*» is proposed for the complex with unclear function in the tait. *Caudal organs* have outer and inner structures. The former is presented by furrows or channels under cuticle surface, the latter consists of spongy or fibrous tissue in the middle of the tail.

СОДЕРЖАНИЕ

<i>Кралль Э. Л.</i> О систематике и сопряженной эволюции нематод семейства Heteroderidae с растениями-хозяевами	6
<i>Кручина С. Н., Чижов В. Н.</i> Филогения энтомопатогенных нематод подотряда Hexatylini (Tylenchida: Nematoda)	30
<i>Дроздовский Э. М.</i> О делении класса Nematoda на подклассы и о филогенетических связях между некоторыми группами хромадорийной ветви нематод	39
<i>Рысс А. Ю., Фам Тхань Бинь.</i> Фитонематоды рода <i>Pratylenchus</i> из Вьетнама	60
<i>Иванова Т. С., Тебенькова Т. М.</i> Экологическая характеристика комплекса видов фитонематод подотряда Tylenchina, обнаруженных в естественных биотопах Памиро-Алая и сопредельных территорий	65
<i>Спиридонов С. Э.</i> Волосатики (Nematomorpha) рода <i>Parachordodes</i> Casterapo, 1897 Средней Азии	76
<i>Шошин А. В.</i> Новые виды байкальских нематод семейств Diplogasteridae и Diplogasteroididae	83
<i>Цалолыхин С. Я.</i> Редкие и новые виды нематод из Антарктики	96
<i>Рысс А. Ю.</i> <i>Monobutlerius kaplini</i> sp. n. (Nematoda: Rhabditida: Diplogasteridae) из Туркмении и ключ для видов рода <i>Monobutlerius</i>	102
<i>Иванова Е. С., Спиридонов С. Э.</i> Новые виды <i>Synoesnema</i> (Drilonematoidea: Ungellidae) — паразитических нематод дождевых червей <i>Pheretima</i> (Oligochaeta: Megascolecidae)	106
Рефераты	125

CONTENTS

<i>Krall E. L.</i> On systematics and co-evolution of the nematodes of the family Heteroderidae with host plants	6
<i>Kruchina S. N., Chizhov V. N.</i> Phylogeny of the entomoparasitic nematode suborder Hexatyline (Tylenchida: Nematoda)	30
<i>Drozdovsky E. M.</i> On the classification of the class Nematoda to the subclasses level and on the phylogenetic relations between some Nematoda taxons belonging to the Chromadoria line of evolution	39
<i>Ryss A. Yu., Pham Thanh Biñh.</i> Plant parasitic nematodes of the genus <i>Pratylenchus</i> from Viet-Nám	60
<i>Ivanova T. S., Tebenkova T. M.</i> Ecologic complexes of plant parasitic nematodes of the suborder Tylenchina found in natural habits of the Pamir-Alai mountains and its neighbourhood	65
<i>Spiridonov S. E.</i> Nematomorphs of the genus <i>Parachordodes</i> Camerano, 1897 of Central Asia	76
<i>Shoshin A. V.</i> New nematodes species of the families Diplogasteridae and Diplogasteroididae from the Baikal Lake	83
<i>Tsalolikhin S. Ya.</i> Rare and new nematode species from Antarctica	96
<i>Ryss A. Yu.</i> <i>Monobutlerius kaplini</i> sp. n. (Nematoda: Rhabditida: Diplogasteridae) from Turkmenia and a key for identification of the genus <i>Monobutlerius</i>	102
<i>Ivanova E. S., Spiridonov S. E.</i> New species of <i>Synoeconema</i> (Drilonematoidea: Ungellidae) — nematode parasites of earthworms <i>Pheretima</i> (Oligochaeta: Megascolecidae)	106
Abstracts	125

УДК 595.132

О систематике и сопряженной эволюции нематод семейства *Heteroderidae* с растениями-хозяевами. Кралль Э. Л.— В кн.: Тиленхиды и рабдитиды растений и насекомых. Л., Зоол. ин-т АН СССР, 1989, с. 6—29 (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 194)

Для *Heteroderidae* наиболее близкой к естественной считается система, разработанная Воутсом (Wouts, 1985) на основе кладистического анализа. Эта система подвергается анализу с точки зрения гипотезы о сопряженной эволюции гетеродерид с растениями-хозяевами. Приведены схемы, указывающие на приуроченность видов гетеродерид к группам растений-хозяев с учетом филогенетических отношений последних.

Библ. 48, ил. 4.

УДК 595.132

Филогения энтомопатогенных нематод подотряда *Hexatylna* (Tylenchida: Nematoda). Кручина С. Н., Чижов В. Н.— В кн.: Тиленхиды и рабдитиды растений и насекомых. Л., Зоол. ин-т АН СССР, 1989, с. 30—38 (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 194)

Микофаги *Paurodontidae* — *Neotylenchidae* рассматриваются как наиболее примитивная группа гексатилин. Связь микохилофагов с энтомофильными грибами повлекла к возникновению чередования поколений мицелио- (фито-) фагов и энтомопаразитов (сем. *Phaenopsitylenchidae* и *Fergusobiidae*). При редукции свободноживущего поколения возник жизненный цикл без чередования поколений (сем. *Allantonematidae* и большинство *Sphaerulariidae*). Усложнение жизненных циклов привело к чередованию 2 энтомопаразитических поколений (надсем. *Iotonchicidae*).

Библ. 17, ил. 1.

УДК 595.132

О делении класса *Nematoda* на подклассы и о филогенетических связях между некоторыми группами хроматорийной ветви нематод. Дроздовский Э. М.— В кн.: Тиленхиды и рабдитиды растений и насекомых. Л., Зоол. ин-т АН СССР, 1989, с. 39—59 (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 194).

На основании анализа морфологии и эмбриогенеза предлагается система класса *Nematoda* из 2 подклассов: *Eupolia* (с единственным надотрядом *Eupolata*) и *Chromadoria* (с 5 надотрядами *Chromadorata*, *Rhabditata*, *Diplogasterata*, *Tylenchata*, *Spirurata*). Предполагается, что отряд *Tylenchida* произошел не от сецернентов (*Rhabditata* и *Diplogasterata*), а от примитивных *Chromadorata*, близких к современным *Monhysterida*, *Chromadorida*, *Araeolaimida*, *Plectida*). На основании эмбриологических данных автор показывает значительную таксономическую обособленность надсемейств *Tylenchoidea* и *Norplolaimoidea* и рассматривает подотряд *Hexatylna* в составе единственного рода *Hexatylus*. Обсуждается таксономическое значение различий в эмбриогенезе видов рода *Archelenchoides*. Дается характеристика архаллаксиста, девиации и анаболии применительно к *Nematoda*.

Библ. 48, табл. 1, ил. 5.

УДК 595.132

Фитонематоды рода *Pratylenchus* из Вьетнама. Рысс А. Ю., Фам Тхань Бинь.— В кн.: Тиленхиды и рабдитиды растений и насекомых. Л., Зоол. ин-т АН СССР, 1989, с. 60—64. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 194).

Даются описания и рисунки 4 видов *Pratylenchus* из Вьетнама, где *P. penetrans* обнаружен впервые. Приводится определительная таблица *Pratylenchus* для Вьетнама. Распространение видов *Pratylenchus* зависит от климата. Для *P. penetrans* характерны местообитания умеренного климата, он обнаружен в горном районе (Далат), тогда как для *P. brachyurus*, *P. coffeae* и *P. zaeae* характерны равнинные биотопы с влажным тропическим климатом.

Библ. 2, ил. 1.

УДК 595.132

Экологическая характеристика комплексов видов фитонематод подотряда Tylenchina, обнаруженных в естественных биотопах Памиро-Алая и сопредельных территорий. Иванова Т. С., Тебенюкова Т. М.— В кн.: Тиленхиды и рабдитиды растений и насекомых. Л., Зоол. ин-т АН СССР, 1989, с. 65—75. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 194).

Описаны экологические группировки фитонематод Средней Азии — ксерофилы (31.9% видов): 1) мегатермные, 2) мезотермные, 3) микротермные; мезофилы (16.4% видов); гигрофилы (23.1% видов): 1) мегатермные, 2) мезотермные; эврибионты (28.6% видов). Показано, что ряд опасных видов паразитов растений может переходить на культурные растения при значительном сходстве экологических условий агроценоза с условиями очагов этого вида в естественном ландшафте.

Библ. 13.

УДК 595.132

Волосатики (Nematomorpha) рода *Parachordodes* Camerano, 1897 Средней Азии. Спиридонов С. Э.— В кн.: Тиленхиды и рабдитиды растений и насекомых. Л., Зоол. ин-т АН СССР, 1989, с. 76—82 (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 194).

Приводятся описания 4 видов рода *Parachordodes* из Средней Азии: *P. magnus* sp. n., *P. modestus* sp. n., *P. arndti*, *P. propareolatus*, а также определительная таблица *Parachordodes*.

Библ. 3, ил. 3.

УДК 595.132.

Новые виды байкальских нематод семейств *Diplogasteridae* и *Diplogasteroididae*. Шошин А. В.— В кн.: Тиленхиды и рабдитиды растений и насекомых. Л., Зоол., ин-т АН СССР, 1989, с. 83—95 (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 194).

Приводятся описания 4 новых видов рода *Koerneria* и 1 вида рода *Goffartia*, а также переописание *K. baicalensis* (Tsalolichin, 1972) n. comb. Приводятся определительные таблицы для *Koerneria* и *Goffartia*.

Библ. 4, ил. 5.

УДК 595.132

Редкие и новые виды нематод из Антарктики. Цалолыхин С. Я.— В кн.: Тиленхиды и рабдитиды растений и насекомых. Л., Зоол. ин-т АН СССР, 1989, с. 96—101. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 194).

Приводится переописание *Plectus frigophilus* с выделением лектотипа, описание новых видов *Paramphidelus antarcticus*, *Rhabditis krylovi* и редких видов *Eudorylaimus pseudocarteri* и *Eumonhystera vulgaris*.

Библ. 6, ил. 2.

УДК 595.132

Monobutlerius kaplini sp. n. (Nematoda: Rhabditida: Diplogasteridae) из Туркмении и ключ для рода *Monobutlerius*. Рысс А. Ю.— В кн.: Тиленхиды и рабдитиды растений и насекомых. Л., Зоол. ин-т АН СССР, 1989, с. 102—105 (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 194).

Приводится описание нового вида рода *Monobutlerius* и определительная таблица *Monobutlerius* (по самкам). Установлено, что *Parabutlerius* Ebsary, 1986 — младший синоним *Monobutlerius*.

Библ. 2, ил. 2.

УДК 595.132

Новые виды Synoesnema (Drilonematoidea: Ungellidae) — паразитических нематод дождевых червей *Pheretima* (Oligochaeta: Megascolecidae). Иванова Е. С., Спиридонов С. Э.— В кн.: Тиленхиды и рабдитиды растений и насекомых. Л., Зоол. ин-т АН СССР, 1989, с. 106—120 (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 194).

Приводятся описания 5 новых видов *Synoesnema* из полости тела дождевых червей *Pheretima* из Вьетнама. Предлагается определительная таблица *Synoesnema*.

Библ. 2, ил. 6.

ТИЛЕНХИДЫ И РАБДИТИДЫ РАСТЕНИЙ И НАСЕКОМЫХ

Труды Зоологического института АН СССР

Том 194

Утверждено к печати
редакционно-издательским советом
Зоологического института АН СССР
План 1989 г.

Редактор Т. А. Асанович
Художник С. Е. Станкевич
Технический редактор Г. С. Гененрайх

Подписано к печати 24.03.89. М-34083. Формат 60×90¹/₁₆. Печать офсетная.
Гарнитура литер. Бумага тип. Печ. л. 8,0+0,25 вкл. Уч.-изд. л. 9,0. Тираж 600 экз.
Заказ № 549. Цена 1 р. 50 к.

Зоологический институт АН СССР, 199034, Ленинград, Университетская наб., 1
ПО-3 Ленуприздата, 191104, Ленинград, Литейный пр., 55